.SCHMITT 1961

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Pr 260 c 1

1) MÉMOIRES

DU

MUSÉUM NATIONAL

D'HISTOIRE NATURELLE

2) 3)
Série A, Zoologie

3 ex
n1 - c

TOME XVII

4) 17

5) 1958-60

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (Ve)

1960

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL
D'HISTOIRE NATURELLE

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

TABLE DES MATIÈRES

Pages

Fascicule 1.

P. C. Boulet, La perception visuelle du mouvement chez la Perche et la Seiche 1-132

Fascicule 2.

E. Séguy, Insectes diptères de l'Ile Amsterdam 133-154

Fascicule 3.

R. Jeannel, Révision des Trechini du Caucase (Coléoptères, Trechidæ) 155-216

Fascicule 4.

E. Leloup, Hydropolypes du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris 217-242

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL
D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série A, Zoologie

TOME XVII.

FASCICULE UNIQUE.

Paul C. BOULET

LA PERCEPTION VISUELLE DU MOUVEMENT CHEZ LA PERCHE ET LA SEICHE

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (V^e^)

1958

Source : MNHN, Paris

A ma femme.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Pr 260

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Série A. Zoologie. Tome XVII, fascicule unique.

Contribution à l'étude expérimentale de la perception visuelle du mouvement chez la Perche et la Seiche

par

Paul C. Boulet

SOMMAIRE

Introduction 7

Première Partie

HISTORIQUE 11

Deuxième Partie

ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DE LA PERCEPTION VISUELLE DU MOUVEMENT CHEZ *P. FLUVIATILIS L.* 35

Chapitre Premier. — Description de l'appareil d'expériences . . . 37

Chapitre II. — Étude des réactions de la Perche au mouvement uniforme de l'attrape. 43

Chapitre III. — Étude des réactions de la Perche au mouvement périodique de l'attrape. 1° Déplacement sinusoïdal 50

Chapitre IV. — 2° Déplacement horizontal saccadé 65

Source : MNHN, Paris

Chapitre V. — 3° Déplacement en nage de Daphnie 70

Chapitre VI. — Dimension, forme et couleur de l'attrape. Influence du fond. 74

Chapitre VII. — Effet grégaire 83

Chapitre VIII. — Conclusions sur la perception visuelle du mouvement chez la Perche 90

Troisième Partie

ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DE LA PERCEPTION VISUELLE DU MOUVEMENT CHEZ *S. OFFICINALIS L.*. 93

Chapitre Premier. — But. — Matériel biologique 95

Chapitre II. — Influence de la vitesse et de la forme de l'attrape . . 97

Chapitre III. — Grandeur et couleur de l'attrape. — Influence du fond 108

Chapitre IV. — Conclusions sur la perception visuelle du mouvement chez la Seiche 114

Quatrième Partie

CONCLUSIONS GÉNÉRALES 117

Chapitre Premier. — Comparaison entre la Perche et la Seiche . 119

Chapitre II. — Vue d'ensemble sur la perception du mouvement . 125

Bibliographie. 129

Source : MNHN, Paris

INTRODUCTION

L'étude des phénomènes perceptifs est au premier plan des préoccupations de la psychologie expérimentale. Dans le domaine immense des perceptions, tout ce qui a trait aux phénomènes visuels est fort complexe et pose des problèmes longs à résoudre. Les aspects multiples de la perception des formes: perception des contours des objets, de leur volume ou de leur relief, et la perception des couleurs, ont donné lieu à de nombreuses et fructueuses recherches, aussi bien chez l'Homme que chez l'animal.

Par contre la question de la perception visuelle du mouvement n'a été abordée jusqu'ici que par des expériences isolées. Pourtant il n'y a aucune raison de supposer que la perception visuelle du mouvement ait moins d'importance dans la vie animale que celle des formes et des couleurs. On peut même penser le contraire. Certes, il n'est guère possible d'aborder à la fois tous les problèmes et, nécessairement, certaines questions scientifiques doivent attendre, pour être traitées, que d'autres soient suffisamment avancées. Mais il y a une raison plus sérieuse à ce retard: toute science part de l'Homme, et pendant longtemps l'étude des perceptions visuelles a été consacrée à l'Homme. Pour celui-ci la perception des formes est à ce point capitale que l'on a pu dire que nous évoluons dans un univers de formes, par opposition à certaines espèces animales qui vivent dans un tout autre « monde », un monde d'odeurs par exemple.

Dans les anciens traités de psychologie, on est frappé, au cours des chapitres consacrés aux perceptions visuelles, de l'ampleur avec laquelle sont traitées les questions des perceptions de la forme et des couleurs, alors que la perception du mouvement est rapidement esquissée, en quelques alinéas.

Quand l'étude expérimentale des perceptions visuelles s'étend au monde animal, on commence bien entendu par étudier les espèces zoologiques à la clarté de notre propre expérience, et l'on pourrait croire, en lisant certains livres de psychologie zoologique datant d'une vingtaine d'années, que la perception du mouvement joue un rôle accidentel dans la vie des animaux.

Mais la psychologie animale moderne, branche des sciences biologiques, est objective, et, par des observations isolées, faites soigneusement et dépouillées de tout anthropocentrisme, on devait reconnaître que la perception visuelle du mouvement est un facteur non négligeable du comportement, qu'elle est même dans certains cas une question de vie ou de mort pour l'animal. La plupart du temps, la portée générale de ces observations a échappé à leurs auteurs, mais peu à peu des rapprochements ont été faits entre de multiples

Source : MNHN, Paris

constatations, et l'on a formulé de manière de plus en plus précise que, contrairement à ce que l'on avait cru, la perception visuelle du mouvement est, pour l'ensemble du Règne animal, un facteur plus important que la perception de la forme, celle-ci caractérisant surtout les comportements des groupes les plus évolués, sans que pour ceux-ci la perception du mouvement soit totalement sans importance.

Quant aux humains, sont-ils absolument indifférents à la vision du mouvement ? Si cela était, il n'y aurait pas, par exemple, de chorégraphie, la question se situant pour nous à un niveau plus élevé. Et si le mouvement constitue pour l'animal un puissant signal, celui de la vie en somme, parmi les visiteurs du Musée Grévin, là où les formes sont trop bien imitées pour être aussi inertes, lequel n'a ressenti un léger sentiment de malaise ? Quand tout: forme, relief, couleur, nous suggère intensément la vie, s'il manque le mouvement, il semble manquer l'essentiel.

***

Dans la première partie de notre travail, un historique, limité aux faits principaux, se propose de montrer l'évolution des idées, depuis le siècle dernier, sur le problème de la perception visuelle du mouvement.

Nous verrons, dans cet historique, que les observations et les expériences faites sur la perception visuelle du mouvement, nous donnent de précieux renseignements sur tel ou tel aspect particulier de la question. Mais il nous manque une étude systématique moderne de ces phénomènes, s'appuyant le plus possible sur des données quantitatives, et qui nous fasse connaître, avec quelque précision, l'importance de la vitesse du mobile, de la forme de sa trajectoire, etc. C'est ce que nous avons tenté avec une espèce de Poisson, la Perche (2e partie). Nous avons complété notre étude d'une comparaison avec un animal qui perçoit le mouvement de façon très différente, et nous nous sommes adressé à la Seiche (3e partie).

Enfin, dans une quatrième partie, nous essaierons, en des conclusions générales, après avoir souligné les points communs et différents de la perception visuelle du mouvement chez les deux espèces étudiées, de caractériser ce phénomène et de le situer dans l'échelle des comportements.

Nous espérons ainsi contribuer, dans cette thèse, à donner à la perception visuelle du mouvement la place qui lui revient dans les phénomènes perceptifs, relativement aux perceptions de la forme et des couleurs.

***

Nous tenons à remercier ici MM. les Professeurs de la Faculté des Sciences de l'Université de Strasbourg qui ont bien voulu nous juger: M. Maresquelle, Doyen de la Faculté des Sciences, qui nous a fait l'honneur de présider notre jury de thèse, M. Bounoure, Directeur du Musée Zoologique, M. Vivien, Directeur de l'Institut de Zoologie et Biologie Générale, qui fut pour nous le plus distingué des conseillers, et M. Viaud, Directeur du Laboratoire de Psychologie animale, animateur de ce travail.

Source : MNHN, Paris

Il nous est difficile d'exprimer par des mots à M. Bounoure notre gratitude pour sa bienveillance et sa compréhension : il nous a permis de prendre sur notre service au Musée Zoologique un temps précieux pour nos travaux de recherche auxquels il a bien voulu s'intéresser. Quant à M. Viaud, nous ne saurions trop lui être reconnaissant d'une direction qui, durant quatre années consécutives, a suivi de très près et très efficacement notre travail, tout en nous laissant le maximum d'initiative, méthode exceptionnellement heureuse pour former un chercheur. Qu'il soit enfin remercié de nous avoir généreusement ouvert les portes de son « atelier » où un matériel considérable, soigneusement rassemblé, permit la réalisation rapide de tous nos appareils électro-mécaniques.

Au Musée Océanographique de Monaco le Commandant Rouch, Directeur du Musée, M. Belloc, Sous-directeur, et M. Garnaud, Chef de l'Aquarium, nous ont réservé un accueil amical que nous ne saurions oublier.

MM. les Professeurs du Muséum national d'Histoire naturelle, et particulièrement M. Maurice Fontaine, membre de l'Institut, Directeur du Laboratoire de Physiologie du Muséum, voudront bien agréer ici l'expression de notre respectueuse reconnaissance pour l'intérêt qu'ils nous ont témoigné en acceptant la publication de ce travail dans les Mémoires du Muséum.

La liste des maîtres, camarades, techniciens et ouvriers qui ont permis à ces recherches d'aboutir est longue. Tous ont droit, à quelque titre que ce soit, à une immense gratitude : sans leurs conseils ou leur aide inlassable, l'amitié qu'ils nous ont toujours portée, les encouragements qu'ils nous ont prodigués, jamais ce travail n'eût été terminé. Travail bien modeste, cependant, si l'on compare le peu que nous avons fait à tout ce qui reste à faire, mais qui n'a d'autre ambition, en fin de compte, que d'exprimer un peu de l'émerveillement que la Nature peut inspirer à un naturaliste.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

PREMIÈRE PARTIE

HISTORIQUE

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE PREMIER

LES PRÉCURSEURS

Il paraît que dès l'antiquité on avait observé le rôle que joue dans la vie des animaux la perception visuelle du mouvement, et l'on dit que les navigateurs grecs savaient que les Marsouins sont attirés par le déplacement du navire. De même les chasseurs primitifs essayaient d'approcher leur proie en faisant le moins possible de gestes, afin de demeurer au-dessous du seuil de l'amplitude du mouvement perceptible par l'animal, pour ne pas l'effrayer et augmenter ainsi leurs chances de capture.

Mais jusqu'aux tout derniers siècles il n'a pas été fait d'expériences précises à ce sujet. Il faut attendre 1875 pour qu'une expérience sérieuse soit faite sur la perception visuelle du mouvement : Exner montre que les Mouches et les Papillons sont capables de répondre à des modèles lumineux qui se déplacent. Il s'agit là, bien entendu, d'une observation purement qualitative, de même que celle de Bell, en 1906, qui nous apprend que l'Écrevisse ne répond pas aux stimuli visuels stationnaires, mais réagit rapidement et avec précision à un stimulus mouvant.

Dans la même période nous rencontrons un certain nombre de travaux qui se rapportent à la perception visuelle du mouvement chez l'Homme : en 1886, Aubert fait tourner un tambour à mouvement d'horlogerie à 1,15 m de l'observateur, et il trouve que le seuil inférieur de la perception visuelle du mouvement correspond à une amplitude angulaire de 48″ 5/10 à 55″. Ces chiffres nous paraissent exagérés aujourd'hui. Il est vrai que le mécanisme d'Aubert fonctionnait à une vitesse incontrôlable avec précision.

En 1902, Bourdon, grâce au dispositif devenu classique du cylindre masqué par un écran percé d'une fente, transforme visuellement un mouvement circulaire en mouvement rectiligne : sur le cylindre est collée une bande hélicoïdale qui, vue partiellement par la fente, donne l'impression, lorsque tourne le cylindre, d'un parallélogramme qui se déplace derrière la fente. La course est de 40 mm et le sujet observe le déplacement du parallélogramme en vision fovéale; le mouvement est perçu pour un seuil supérieur de 27 passages par seconde (1) (seulement 23 en vision périphérique).

(1) Nous avons groupé en un tableau (voir p. 46) un certain nombre de données sur la perception du mouvement chez l'Homme et les animaux.

Source : MNHN, Paris

Bourdon veut aussi savoir dans quelle mesure l'Homme est capable de distinguer des différences de vitesses dans la rotation de deux disques. Il expérimente sur lui-même et fait tourner deux disques blancs, d'un diamètre de 224 mm, munis d'un petit rectangle noir. La distance d'observation est de deux mètres. La vitesse de rotation du rectangle d'un des disques étant de 27 mm/s (soit 45'/s en vitesse angulaire), l'Homme est capable d'apprécier une différence de vitesses entre les deux disques de 1/8; cette différence est de 1/12 pour une vitesse de 83 cm/s (2°20'/s), et de 1/12 également pour une vitesse de 176 cm/s (5°5'/s).

Reprenant les travaux d'Aubert, mais en travaillant de façon plus précise, Basler, en 1906, trouve que la sensibilité au mouvement est supérieure à l'acuité visuelle pour la fovéa humaine et particulièrement fine : 20" seulement, soit le tiers de l'acuité visuelle normale !

Il faut également signaler l'étude quantitative de Cermak et Koffka en 1921, conduite très sérieusement, mais touffue et assez difficile à traduire. Dans leur article, une photographie peu claire accompagne la description d'un mécanisme ingénieux qui permet le déplacement d'une bande de papier formant courroie, sur laquelle sont marqués des repères. Une lampe permet au sujet humain d'observer le passage des repères en éclairement crépusculaire. Si l'on fait varier la vitesse de déplacement de la bande et l'intensité d'éclairement de la lampe, on constate que le temps de passage e du repère est proportionnel au logarithme de l'intensité d'éclairement i : $e = a \log i + b$ (a et b étant des constantes). (Autrement dit une diminution de l'intensité d'éclairement provoque une sensation d'accélération.)

***

G.H. Schneider (1878) envisageait cette question au point de vue zoologique : par des exemples empruntés à toutes les branches de la série animale, Schneider montre que « le mouvement est la qualité sensible par laquelle les animaux se signalent le plus facilement à l'attention les uns des autres. Qui ne bouge pas dissimule sa présence, à preuve l'égale immobilité de la bête féroce à l'affût pour dépister sa proie, et de la bête traquée en sa cachette pour dépister l'ennemi. Restez immobiles, dans les bois et vous verrez bientôt les écureuils et les oiseaux s'approcher jusqu'à vous toucher ».

Ces observations de Schneider frappèrent William James, qui, vers 1890, tout en relevant l'importance que présente, dans le monde animal, la perception visuelle du mouvement, avait remarqué, avant Basler par conséquent, qu'elle est plus fine que la perception de la forme : « Faites tomber, dit-il dans son *Précis de Psychologie*, sur une portion de la périphérie rétinienne, l'image de vos cinq doigts et vous ne pourrez les compter; ils impressionnent cinq parties de la rétine, mais ne déterminent pas la perception nette de cinq positions spatiales distinctes; or remuez tant soit peu les doigts, et vous aurez immédiatement une perception vive de ce mouvement, et rien que de ce mouvement. Il est donc certain que notre sens du mouvement, étant infiniment plus délicat que notre sens des positions spatiales, ne saurait dériver de lui ». Et plus loin il ajoute : « Des impressions trop faibles pour être senties, le sont immédiatement si elles

Source : MNHN, Paris

s'accompagnent d'impressions de mouvement. (...) Il est des ombres tellement faibles qu'elles en sont imperceptibles, mais on les perçoit dès qu'elles se meuvent; ainsi mettez devant vos yeux fermés votre doigt en pleine lumière solaire, et vous ne le verrez pas; remuez-le, et vous le discernerez. De telles perceptions visuelles reproduisent les conditions de la vision chez les Rayonnés ». On ne peut manquer d'être frappé de la simplicité de ces expériences que chacun peut immédiatement répéter, sans aucune préparation, et qui ont conduit le grand psychologue américain à pressentir en quelque sorte l'importance de la perception visuelle du mouvement et son caractère primitif. Notons en passant que le physicien et astronome français François ARAGO avait eu l'occasion de s'intéresser à ces questions, ce qui est peut-être un peu inattendu. Un demi-siècle avant JAMES, il avait fait des constatations analogues à celles que nous venons de rapporter. On peut lire le passage suivant dans ses *Mémoires scientifiques :* « Je me promenais au milieu de la journée, en marchant du nord au midi, sur la terrasse méridionale de l'Observatoire. Toute la partie des dalles au midi de mon corps était donc éclairée en plein par la lumière directe du Soleil, mais les rayons de l'astre étaient réfléchis par les carreaux de vitre des fenêtres de l'établissement placées derrière moi; il y avait donc là une image secondaire, venant à ma rencontre, et devant former une ombre dirigée du nord au midi. Cette ombre était naturellement très faible; en effet, elle était éclairée par la lumière directe du Soleil. Son existence ne pouvait donc être constatée que par la comparaison de cette lumière directe et de la lumière située à côté, composée de cette même lumière directe et des rayons très affaiblis réfléchis par les carreaux. Or, le corps restait-il immobile, on ne voyait aucune trace de l'ombre; faisait-on un geste avec les bras, un mouvement brusque du corps donnait-il lieu à un déplacement sensible de l'ombre, aussitôt on apercevait l'image des bras ou du corps. On peut faire l'expérience, à la manière de BOUGUER, avec deux bougies projetant les deux ombres d'un corps sur une feuille de papier. On est étonné alors de l'excès de sensibilité que le mouvement de l'ombre ajoute à celle dont l'œil semble naturellement doué ».

Margaret WASHBURN, dans son livre *The Animal Mind* (2e édition, 1923), insiste également sur l'importance de la perception visuelle du mouvement dont « l'utilité est évidente, car elle permet habituellement de signaler une espèce vivante, ou bien un ennemi, ou encore de la nourriture ». Reprenant une idée ancienne d'EXNER, elle écrit que les yeux composés sont mieux adaptés à la vision des objets en mouvement qu'à la vision des objets immobiles : si un déplacement se fait directement dans la direction d'un Insecte, les facettes adjacentes de l'œil composé ne sont pas excitées, et l'on peut s'approcher rapidement de l'animal sans l'effrayer (ce qui ne peut être le cas si le déplacement a lieu latéralement), particularité qui nous a permis de capturer des Papillons à la main.

Toutes ces remarques conduiront un jour à cette notion fondamentale que la perception du mouvement est primitive, alors que celle de la forme est seconde dans l'ensemble de la série zoologique.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE II

OBSERVATIONS PLUS RÉCENTES SUR LES ANIMAUX

Les observations dont il va être question ont été faites un peu au hasard, sur tous les groupes, aussi bien de Vertébrés que d'Invertébrés. Cela donne l'impression que l'on a procédé par sondages. Il n'y a pas non plus de méthode bien définie, l'étude des réactions spontanées n'est pas toujours clairement distinguée de celle des réactions obtenues par dressage; on semble aussi attacher une égale importance aux expériences qualitatives qu'aux expériences quantitatives, ce qui montre bien que ces recherches sont dans leur phase préliminaire. Enfin, des auteurs, comme KENNEDY en 1936, ont tenté de rassembler ces conclusions éparses, ce qui permet de se faire une idée assez exacte de la façon dont on comprenait le problème voici une vingtaine d'années; mais alors il n'y avait pas de séparation nette entre les expériences se rapportant précisément à la perception visuelle du mouvement, et les mesures relatives à la fréquence de fusionnement. Certes, ce dernier point n'est pas étranger au problème qui nous préoccupe, mais nous croyons préférable d'en traiter à part.

OBSERVATIONS QUALITATIVES

En 1917, REEVES dresse des Rats blancs à se diriger vers une lampe qui se balance et SZYMANSKI, en 1918, dresse un Chien à éviter une paire de cercles blancs qui tournent; l'auteur nous dit à ce propos que le Chien est incapable de faire de bonnes discriminations optiques.

En essayant de déterminer l'acuité visuelle de l'Abeille en 1929, HECHT et WOLF s'aperçoivent que cet Insecte prend une orientation définie pour tout déplacement du champ visuel : si l'on agite à la main des rayures blanches et noires, l'Abeille répond par un mouvement latéral de la tête et du thorax, de direction opposée à celle du mouvement du champ visuel. Ces travaux se sont révélés très fructueux par la suite, puisqu'ils ont été poursuivis jusqu'à ces toutes dernières années : la même technique des rayures blanches et noires sera employée par HECHT et WALD en 1934 sur

Source : MNHN, Paris

la Drosophile et nous verrons plus loin comment cette étude a été reprise récemment sur des bases quantitatives (KALMUS, 1948).

A propos d'Abeilles, rappelons, d'après les observations de WOLF en 1934, qu'elles montrent une préférence, tout comme les Limules, pour des champs papillotants á rythme rapide. De plus les Abeilles visitent plus volontiers les fleurs auxquelles on imprime un balancement.

Il faut enfin mentionner PASCHE, pour l'importance qu'il accordait á la perception visuelle du mouvement dans le cas particulier des Amphibiens : en mesurant leur acuité visuelle, en 1932, il avait observé que ses sujets ne répondaient qu'á la condition que le stimulus présenté soit en mouvement.

EXPÉRIENCES QUANTITATIVES

Elles ne sont pas nombreuses, du moins en ce qui concerne l'étude proprement dite de la perception visuelle du mouvement. Mais nous connaissons une étude approfondie due à E. et P.-H. FISCHER-PIETTE (1927 et 1949-1951) et très intéressante.

Dans leurs observations et expériences sur les évolutions des Mouches pendant le vol, ces auteurs étudient tout spécialement les mouvements se produisant pendant le « vol au point fixe », surtout chez ces Mouches que l'on voit voler sur place dans les jardins, les Syrphes. Les Syrphes volent par beau temps dans les bosquets ou sous les arbres, à un ou deux mètres du sol. Les mouvements qui interrompent le vol au point fixe conduisent l'Insecte à plusieurs mètres du point qu'il a quitté et que, généralement, il regagne immédiatement. Cet « aller et retour » se fait avec une extrême rapidité. L'excitation qui provoque ces mouvements brusques est un mouvement perçu *visuellement* (il ne s'agit pas de la perception d'un déplacement d'air ou d'un son). L'appareillage employé par les auteurs consistait en un disque de carton blanc fixé perpendiculairement à l'extrémité d'une fine tige de fer de 2 mètres que l'on déplace à la main.

Pour les vitesses faibles il n'y a pas de réactions. Pour les vitesses du disque comprises entre 1,35 m et 2,26 m/s, il se produit une fuite avec retour au point quitté. Avec des vitesses supérieures l'Insecte au contraire se précipite sur le disque. Pour expliquer cette réaction les auteurs se demandent s'il s'agit d'une attraction sexuelle (notons que seuls les mâles volent au point fixe), le disque blanc étant pris pour une femelle ? Les auteurs avouent n'en avoir aucune preuve — d'ailleurs il n'est pas impossible que les femelles réagissent au mouvement des objets — et FISCHER-PIETTE pensent qu'il suffit de parler de réaction spontanée au mouvement. Quant à la réaction de fuite, les auteurs renoncent à la classer dans une catégorie déterminée de réactions.

Moins importantes, mais à signaler tout de même, les observations de HAWLEY et MUNN (1933) nous précisent que le Rat blanc ne perçoit le mouvement que pour un déplacement au minimum de 3 à 4 cm à la seconde, ce qui montre que l'acuité visuelle du Rat au mouvement est faible.

Source : MNHN, Paris

ÉTUDE DE LA FRÉQUENCE CRITIQUE DE FUSIONNEMENT

On s'est demandé, depuis 1932 environ, quelle doit être la vitesse de rotation d'un disque, sur lequel sont dessinés des repères, pour qu'un animal perçoive le mouvement. Cette perception n'a pas lieu si la vitesse est trop faible (nous sommes au-dessous du seuil inférieur), et si la vitesse est trop grande, au-dessus du seuil supérieur, le mouvement n'est plus perçu, il y a fusionnement des repères, le disque semble immobile.

Dans les conditions que nous venons de préciser, SAELZLE, en 1932, détermine chez la larve de Libellule la vitesse minimum de perception de rotation d'un disque sur lequel un cercle blanc de 4 cm de diamètre (soit environ 30°, car les yeux du sujet sont proches du mobile) décrit un cercle de 65,5 cm de rayon. L'éclairement est crépusculaire, et le seuil inférieur trouvé est de 0,95 à 2,8 tours par seconde avec un éclairement de 0,043 à 0,126 bougie-mètre. Il faut que l'animal soit affamé et que le stimulus se meuve à proximité du masque pour qu'il y ait de bonnes réactions. La même technique est employée pour la détermination du seuil supérieur, au-delà duquel se produit le fusionnement. Avec un éclairement de 0,536 à 0,626 bougie-mètre, la réaction du masque s'obtient encore pour une vitesse de rotation de 52 à 57 tours par seconde, soit environ le double de notre propre fréquence critique de fusionnement (BOURDON, 1902). L'auteur expérimente encore avec un cylindre qui porte des stries noires et blanches au nombre de 8, 12 ou 24, le diamètre du cylindre étant de 27 cm. Il conclut que les larves de Libellules perçoivent dans ces conditions 60 impressions par seconde.

SAELZLE a montré que la vitesse maximum compatible avec la perception visuelle du mouvement est fonction de l'éclairement. Mais surtout, il est le premier auteur à avoir fourni des mesures précises de seuils obtenues avec des animaux inférieurs.

Dans cet ordre de recherches plusieurs travaux ont été faits sur les Vertébrés.

HAWLEY et MUNN, en 1933, dressent des Rats blancs à choisir un tambour tournant de préférence à un tambour immobile, par la méthode du choc électrique. Sur les tambours sont tracées des raies noires et blanches de 1,9 cm de large. Le seuil inférieur trouvé par les deux auteurs se situe, de façon fort peu précise, entre 200 cm à la minute et 500 cm à la minute.

La même année, BENIUC conclut qu'il y a fusionnement chez *Betta splendens* pour 100 à 120 impressions par seconde, ce qui semble considérable. Sa technique consistait à faire tourner ou bien un disque gris, ou bien un disque à secteurs blancs et noirs; dans le champ visuel du sujet le Poisson est dressé à rechercher de la nourriture quand le disque à secteurs est présenté, et à se sauver quand c'est le disque gris uni qui apparaît.

Dans un période tout à fait récente AUTRUM (depuis 1950) a étudié,

Source : MNHN, Paris

chez les Insectes, la fréquence critique de papillotage par la méthode d'enregistrement oscillographique des potentiels d'action, et la fréquence critique de fusionnement par la méthode optocinétique. AUTRUM a utilisé la technique du tambour tournant (« Drehtrommel »), employée pour la première fois par RADL (1902). Cette technique se fonde sur l'existence, chez un très grand nombre d'animaux, d'un *nystagmus optocinétique*, ou déplacement des yeux ou de la tête dans le sens d'un mouvement perçu dans le champ visuel. L'animal est maintenu immobile à l'intérieur d'un cylindre vertical tournant; les parois intérieures de ce tambour portent des raies verticales noires et blanches. Pour des vitesses faibles de rotation du cylindre, les bandes noires et blanches sont séparées par l'œil, ce qui déclenche le nystagmus. La fréquence critique de fusionnement correspond à la vitesse angulaire minimum du tambour pour laquelle cette réaction optocinétique ne s'observe plus (l'animal ne perçoit plus le mouvement de la paroi circulaire qui l'entoure et qui lui apparaît d'un gris uniforme).

Par cette technique, AUTRUM a déterminé la fréquence critique de fusionnement chez plusieurs espèces, les unes à yeux lents, les autres à yeux rapides : *Tachycines asynamorus*, 5 éclats/seconde; *Periplaneta americana*, 10 éclats/seconde; *Vespa germanica*, 220 éclats/seconde; *Apis mellifica*, 220 éclats/seconde; *Calliphora erythrocephala*, 220 éclats/seconde.

Ces résultats sont très comparables, dans l'ensemble, à ceux fournis par l'électrorétinographie (*Tachycines asynamorus*, 45 éclats/seconde; *Apis mellifica*, 300 éclats/seconde; *Calliphora erythrocephala*, 265 éclats/seconde), et ils confirment la distinction de deux types fonctionnels d'yeux.

La détermination du seuil relatif, dans la comparaison de deux vitesses voisines, n'a donné lieu à cette époque qu'à une expérience digne d'intérêt, celle de PATTIE et STAVSKY, en 1932, sur le Poussin. Ces auteurs utilisent une boîte à choix, comme celle de Yerkes-Watson, mais au fond de laquelle tournent deux disques à des vitesses différentes. Les Poussins sont capables de distinguer deux vitesses, dans la proportion de 1 à 2,15, pour la vitesse-type de 1 tour en 7 secondes.

Enfin, on ne peut passer sous silence les essais sur la discrimination du mouvement stroboscopique chez les animaux (1).

En 1934, GAFFRON, à l'aide d'un tambour tournant, a conclu que la larve de Libellule, comme la Mouche domestique, ne voit pas le mouvement stroboscopique aussi bien que le mouvement réel. (Par contre le Vairon et l'Épinoche perçoivent aussi bien, d'après l'auteur, ces deux types de mouvement.)

Ces dernières années, AUTRUM a repris avec succès les travaux de GAFFRON sur l'illusion stroboscopique chez les Insectes. L'Insecte en expérience est placé à l'intérieur d'un cylindre vertical fixe, percé de nombreuses fentes verticales assez étroites et toutes équidistantes. Autour de ce dispositif tourne un second cylindre concentrique au premier et comportant six

(1) Cette illusion consiste dans la perception du déplacement apparent d'un objet unique, alors qu'on présente successivement au sujet deux objets distincts en deux points de son champ visuel.

Source : MNHN, Paris

fentes verticales plus larges. L'ensemble est fortement éclairé du dehors par une rampe circulaire d'ampoules. En tournant, le cylindre extérieur illumine tour à tour les fentes du cylindre intérieur. La production d'une illusion de mouvement est testée par la réaction optocinétique.

Les quatre espèces étudiées perçoivent le mouvement stroboscopique. La pause optimale est beaucoup plus brève chez *Calliphora* et *Vespa*, dont les yeux ont un pouvoir résolutif temporel élevé, que chez *Periplaneta* et *Tachycines*, dont l'œil est lent. Pour des conditions moyennes d'éclairement et d'écartement des objets, l'intervalle optimum est de 25 millisecondes chez *Calliphora* et *Vespa;* il atteint 125 millisecondes chez *Periplaneta* et *Tachycines;* pour l'Homme, la pause optimale peut varier entre 80 et 185 millisecondes. Dans certaines conditions, la valeur de la pause optimale pour *Calliphora* peut descendre à quelques millisecondes, durée tout à fait comparable à celle qui sépare deux éclats successifs d'une lumière qui papillote à raison de 200 éclats par seconde (fréquence critique de fusionnement).

La fréquence-limite de papillotage élevée de l'œil des Insectes qui volent bien permet très vraisemblablement une bonne perception *successive* des formes (1).

Von Schiller (1934) dresse des Vairons à chercher leur nourriture en fonction d'un choix de stimuli dont un seul était réellement en mouvement. Il est prouvé que l'animal peut distinguer simultanément et successivement des phases de mouvement apparent et de mouvement réel.

***

Au terme de l'exposé des travaux qui se situent dans cette période, il faut mentionner l'intéressante synthèse de Kennedy (1936), parue dans *The Psychological Review: The nature and physiological basis of visual movement discrimination in animals*. L'auteur passe en revue les principaux faits établis sur la perception visuelle du mouvement et cite la plupart des travaux dont nous venons de parler. Bien qu'il ne fasse pas la distinction entre perception du mouvement et fréquence critique de fusionnement, réactions spontanées et réactions obtenues par dressage, cette synthèse est précieuse, car elle montre l'état d'avancement des travaux à cette époque. Il semble aussi attacher une assez grande importance à la perception du mouvement. Mais il s'exprime en termes assez vagues. Où l'on trouve plus d'originalité, c'est dans l'étude des bases physiologiques de la perception visuelle du mouvement, étude qui mériterait d'être reprise un jour. Il suggère notamment, d'après quelques expériences d'ablation chez les animaux inférieurs, que la discrimination du mouvement élémentaire peut être effectuée par les centres subcorticaux en l'absence de l'aire visuelle corticale, bien que les résultats alors obtenus ne donnent pas d'indication

(1) Nous remercions J. Medioni de nous avoir permis d'emprunter des extraits de son excellente étude sur les nouvelles recherches d'Autrum.

Source : MNHN, Paris

quantitative d'une telle discrimination, et signale simplement la nécessité d'un travail plus précis. En conclusion, KENNEDY s'abstient de présenter une théorie sur la perception visuelle du mouvement : « Il est évident, dit-il, qu'une telle théorie devra attendre que soient plus avancées les recherches expérimentales à ce sujet ».

Quelques années avant la synthèse de KENNEDY, une étude d'ensemble avait été publiée en langue française. Mais elle a un but très différent de celle de KENNEDY, et son caractère particulier nous oblige à lui consacrer un chapitre spécial.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE III

LES LOIS DU KINÉTOTROPISME SELON MINKIEWICZ

Le physiologiste Romuald Minkiewicz publia en 1931 dans les *Archives internationales de Physiologie* une étude qu'il intitula *Les lois du kinétotropisme*. Ce néologisme se justifie d'après l'auteur par l'intérêt que de nombreux animaux manifestent pour les objets qui se meuvent, réactions qui seraient assimilables aux différents tropismes connus, point de vue très discutable. D'autre part, bien qu'il ait pu constater ces réactions chez beaucoup de groupes (et il cite textuellement les Hyménoptères Sphégiens et Apiaires, les Odonates, larves ou adultes, les Araignées salticides, des Poissons de mer et d'eau douce, des Batraciens, des Oiseaux comme *Passer domesticus*) ses expériences systématiques n'ont guère porté que sur l'Ablette (*Leucospius delineatus* Sieb) et la petite Mouche domestique (*Fannia canicularis* L.), soit en tout deux espèces. Si l'on songe par ailleurs que son appareillage était des plus rudimentaires (il déplaçait à la main une boulette de papier fixée au bout d'une tige d'acier dans le champ visuel de l'animal), et qu'il ne nous a laissé de ses expériences aucun graphique, aucun chiffre, on ne peut que s'étonner de voir employer un terme aussi général et définitif que celui de lois.

Néanmoins Minkiewicz n'est pas sans mérite et nous tenons à le faire remarquer. Il a usé dans ses expériences de moyens de fortune, disions-nous, et pourtant il a trouvé des résultats intéressants, confirmés indiscutablement par la suite. Ainsi il estime que la forme de la trajectoire du mobile, pour nous limiter à un exemple, est d'importance secondaire, et il ne fait pas intervenir ce facteur dans ses « lois ». Ce qui compte, affirme-t-il, c'est « la vitesse angulaire de l'objet en mouvement par rapport à l'organe de vision de l'animal considéré ». Cette observation faite dans de mauvaises conditions expérimentales, et juste cependant, suppose d'un chercheur un esprit d'observation fort développé.

Examinons rapidement ces différentes lois.

Minkiewicz commence par éliminer un certain nombre de facteurs qui, à son avis, n'interviennent pas dans la réaction « kinétotropique » :

Source : MNHN, Paris

forme de la trajectoire, couleur de l'objet, position de repos ou de mouvement de l'animal, forme du mobile.

Après quoi il établit ses lois en fonction de facteurs qui interviennent dans la réaction :

1° Loi des vitesses : $R = f(V)$, c'est-à-dire que la réaction est fonction de la vitesse du mobile : « Dans des conditions déterminées, la vitesse de l'objet étant très petite, la réaction kinétotropique n'aura pas lieu. Elle apparaîtra, quand la vitesse de l'objet atteindra une certaine valeur (seuil kinétotropique brut) et comme règle générale elle portera alors le caractère négatif. La vitesse augmentant encore, la réaction négative diminue; elle va changer de caractère (de signe) devenant positive, quand la vitesse prendra une valeur suffisante (seuil kinétotropique différentiel). Puis avec une certaine vitesse d'objet maxima, toute réaction de l'animal cessera définitivement ».

2° Loi des distances : la vitesse de translation de l'objet considéré étant donnée, la réaction est déterminée par la distance D qui sépare l'objet de l'organe visuel de l'animal. La réaction change de signe quand la distance varie, elle est fonction de la distance :

$$R = f(D)$$

« Dans des conditions déterminées, ajoute l'auteur, quand la distance est très petite, la réaction (R) a toujours lieu et porte un caractère négatif. La distance de l'objet augmentant, la réaction change de signe, devenant positive à une valeur déterminée de celle-là (= « seuil kinétotropique différentiel »). Puis, avec une distance maxima, la réaction tombe à un zéro définitif (= « limite supérieure de distance kinétotropique active »). Donc, pour que notre première loi soit applicable sans restriction, il faut que l'objet se meuve à une distance déterminée ».

3° Loi des dimensions : les dimensions (r) de l'objet étant très petites, la translation ne provoque aucune réaction; si les dimensions de l'objet augmentent il se produit une réaction positive, si elles augmentent encore la réaction devient négative et ne changera plus de signe :

$$R = f(r)$$

Telles sont, selon Minkiewicz, les *lois fondamentales du kinétotropisme.* Il les a ainsi condensées :

$$R = f(V, r, D)$$

Pour être complet il introduit des « relations accessoires, non caractéristiques du phénomène » : facteurs extrinsèques (E) : l'intensité de la lumière, l'état de l'atmosphère (pression atmosphérique, orages, etc.) et la température; facteurs intrinsèques (I) : rythme nycthéméral, passé réactionnel de l'animal (ce qui est tout à fait exact et très important), phase

Source : MNHN, Paris

éthologique, à retenir surtout chez les femelles. Ici l'auteur n'a pas insisté sur le facteur motivation. Quoi qu'il en soit, il appelle Σ la somme des facteurs E et I, et il condense ainsi l'énoncé de ses lois en une expression globale, beaucoup trop mathématique d'aspect pour traduire des résultats aussi imprécis :

$$R = f(V, r, D, \Sigma)$$

Cette formule a au moins un avantage, c'est de faire penser aux principaux facteurs qu'il faut faire intervenir dans une étude complète sur la perception visuelle du mouvement. Elle constitue, sous une forme concise, une sorte d'aide-mémoire. Mais elle ne peut en aucun cas symboliser un ensemble de lois biologiques.

Car il n'est plus possible de suivre Minkiewicz quand il écrit : « Quant aux facteurs intrinsèques tels que race, espèce, etc., leur influence sur le phénomène du kinétotropisme, quelque grande qu'elle pourrait être, sort du cadre de notre problème ». Précisément, ce sont ces facteurs propres à la race, l'espèce ou le groupe qui font que ces lois ne sont applicables qu'à une race, qu'à une espèce, tout au plus peut-être à un groupe bien délimité. En quelque sorte Minkiewicz se contredit en faisant sortir du cadre de son étude ces « facteurs intrinsèques », et il semble bien, en définitive, qu'il ait confondu deux choses : le phénomène dont il parle, très général en effet, et les lois qui le régissent, lois spécifiques, strictement limitées à des groupes définis, inapplicables en général.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE IV

DAVID KATZ. — CARACTÈRE PRIMORDIAL DE LA PERCEPTION VISUELLE DU MOUVEMENT

Ainsi que nous l'avons dit plus haut, certains auteurs avaient pressenti le caractère primordial de la perception visuelle du mouvement : Margaret WASHBURN avait insisté sur le rôle essentiel qu'elle joue dans la vie animale, et surtout William JAMES, dans un temps plus ancien, avait clairement compris la portée générale du phénomène.

Mais c'est David KATZ qui, le premier, exprime en termes nets l'importance et la primauté de la perception visuelle du mouvement. Il le dit avec force dans son livre *Animals and Men*, tout au long d'un abondant paragraphe intitulé « The movement factor in the sense-perception of animals », page 79 de l'édition de 1937.

Dès le début de ce texte, KATZ nous dit : « L'impression de mouvement nous est fournie principalement par les yeux, et à un moindre degré par les sens tactiles. L'art de la publicité adopte ce principe d'employer le mouvement pour attirer l'attention vers des objets qui autrement nous échapperaient. Les formes immobiles, d'une part, et, d'autre part, les stimuli de mouvement, semblent correspondre à deux fonctions différentes de notre œil. La périphérie rétinienne est moins sensible que le centre en ce qui concerne les formes immobiles, mais non en ce qui concerne la perception du mouvement. Nous avons la conviction que la réaction de la rétine au mouvement représente quelque chose de primitif, alors que la perception des objets immobiles nécessite la perfection des organes des sens. Nos conclusions s'imposent aussi par suite d'observations sur l'animal, car il semble bien que beaucoup d'espèces réagissent exclusivement aux stimuli visuels en mouvement. Il existe dans ce cas une sorte de cécité centrale aux objets immobiles. Cette affirmation vaut spécialement pour les espèces bien connues pour leur mauvaise vue », (ce qui correspond, approximativement, aux espèces zoologiques inférieures).

A l'appui de cette déclaration, KATZ étudie longuement des exemples variés. L'observation de Chiens, de Chevaux, de Chevreuils, de Daims et de Lièvres, qui sont pourtant des Vertébrés supérieurs, conduit à penser qu'ils ont de grandes difficultés à déceler des formes immobiles, mais que leur

Source : MNHN, Paris

sensibilité envers les objets qui se meuvent est non seulement aussi grande que la nôtre, mais parfois supérieure. Bien entendu il ne faudrait pas pour autant ignorer que de nombreux oiseaux diurnes possèdent une extrême finesse de réaction aux objets immobiles, ainsi les Poules qui découvrent avec rapidité et précision des particules de nourriture mélangées à de petits cailloux et des grains de sable. Mais ces constatations ne diminuent en rien l'importance de la perception visuelle du mouvement.

En ce qui concerne les Arthropodes, KATZ cite EXNER pour qui l'œil de l'Insecte est beaucoup mieux adapté à la perception du mouvement qu'à celle de l'espace, et il nous rappelle encore que HENKE a observé que les Araignées Lycosides ne portent aucune attention sur une proie immobile; mais dès que le mouvement intervient dans le champ visuel de l'Araignée, elle réagit immédiatement. « Les yeux de l'Araignée servent incontestablement à la perception exclusive du mouvement » dit HENKE, ce qui est sans doute exagéré, mais montre, du coup, toute l'importance que KATZ, citant textuellement ces paroles, attachait au phénomène.

De même il remarque que les Lézards ne capturent que des proies mobiles et que les Grenouilles se laissent mourir de faim devant un tas de Mouches mortes qui constituent pourtant une excellente nourriture. Cela est si vrai en ce qui concerne les Batraciens en général, que pour toute expérience de reconnaissance des formes chez ces animaux, il est indispensable d'animer le modèle présenté pour obtenir une réaction ! La Salamandre qui se dirige vers un objet en mouvement, un Lombric par exemple, s'arrête dès que s'immobilise l'objet. Autrement dit, d'après ces quelques exemples, un objet n'est susceptible de se signaler à certaines espèces en tant que nourriture possible, qu'à la condition expresse d'être en mouvement.

Cependant, dit encore KATZ, le facteur mouvement pur ne suffit pas toujours à déclencher une réaction, il faut de plus une forme de trajectoire déterminée : d'après TIRALA, les Libellules n'attaquent jamais des Moucherons qui rampent sur les parois de leur cage. De même l'*Octopus* capture immédiatement un Crabe dont la trajectoire est normale, mais dédaigne la proie qui, attachée à un fil, fait des soubresauts.

Parmi les Mammifères, la perception visuelle du mouvement est aussi une question de vie ou de mort, comme chez les groupes moins évolués, mais seulement à un moindre degré, et il faut remarquer, avec SETON-THOMPSON, que de deux invidus hostiles qui se rencontrent, c'est celui qui reste immobile comme une statue qui a les plus grandes chances de repartir victorieux.

En se basant sur ces nombreux cas, David KATZ déduit que les divers types de mouvement sont déterminants dans le comportement animal, le mouvement perçu leur permettant « de se reconnaître comme simples membres de l'espèce, comme individus de l'autre sexe, comme proie ou comme ennemis mortels ». D'autres auteurs avant lui l'avaient bien remarqué, mais il est le premier à avoir fait ressortir sa portée générale en psychologie animale. Surtout, il a su traduire sa « conviction que la réaction de la rétine au mouvement représente quelque chose de primitif ».

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE V

TRAVAUX RÉCENTS SUR LA PERCEPTION VISUELLE DU MOUVEMENT

Après avoir été du ressort à peu près exclusif de la psychologie humaine, le problème de la perception visuelle du mouvement semble avoir surtout intéressé les physiologistes de la vision, jusqu'en 1936 environ. Pendant la guerre, nous ne rencontrons pas beaucoup de travaux sur cette question, abondamment reprise en revanche depuis quelques années. Nous arrivons alors à une nouvelle phase de l'historique : aujourd'hui on envisage ce problème sous un angle plus biologique qu'autrefois.

Peu à peu il prend sa place dans les travaux de psychologie animale. On s'est rendu compte que les réactions au mouvement font partie des divers comportements de l'animal. C'est ainsi qu'en étudiant l'éthologie des Libellules *Calopteryx* en 1951, Buchholtz a montré que le schème visuel qui déclenche la pariade du mâle s'élabore grâce aux mouvements en vol de la femelle; mais la grandeur des ailes, leur couleur, leur transparence, ont aussi leur importance, si bien que chacun de ces quatre facteurs constitue en fin de compte un stimulus irremplaçable.

On tient aussi le plus grand compte aujourd'hui de l'état biologique de l'animal : pour Prechtl qui a étudié en 1951 la biologie de l'accouplement chez les Tritons, les femelles en rut émettent dans l'eau une substance odorante, ce qui déclenche un comportement de recherche chez les mâles : ainsi excités, ils nagent vers tout objet qui se meut et en font de près une exploration olfactive. Le Crapaud *Bufo bufo*, quand il est affamé, a un pouvoir de discrimination diminué, si bien qu'il réagit au mouvement de tout ce qui remue, comme l'a montré en 1951 Eibl-Eibesfeld (Comportement alimentaire et schème perceptif de la proie chez le Crapaud *Bufo bufo* L.).

Mais d'une façon plus générale, la question de la perception visuelle du mouvement est inséparable des grands problèmes du comportement; elle peut même contribuer à les résoudre. C'est le cas, par exemple, lorsque Lorenz et Tinbergen se demandent quels sont les stimuli du comportement instinctif.

Source : MNHN, Paris

L'étude des réactions de l'animal à des stimuli externes a montré à TINBERGEN (et collaborateurs), en 1942, que chez le Papillon Satyride *Eumenis semele*, le mâle prend l'initiative du vol nuptial en poursuivant la femelle; c'est la première phase de tout un processus qui aboutira à l'accouplement. Cette réaction de poursuite a été étudiée au moyen d'attrapes dont la forme, la dimension, la couleur, l'intensité de couleur, la forme de trajectoire et l'éloignement variaient. Le résultat est que, ni la couleur, ni la dimension, ni la forme n'avaient beaucoup d'influence; en revanche l'intensité de la couleur (aspect plus ou moins sombre), la forme de la trajectoire (« mouvement uniforme », « dansant » ou « bouclé », selon les expressions de TINBERGEN), et la distance, exerçaient une influence profonde sur le mâle d'*E. semele*. L'attrape donnant le plus de résultats positifs est celle dont la trajectoire (« dansante » et « bouclée ») ressemble au vol des Papillons diurnes (32 % de réponses positives). On enregistre par contre 15 % de réponses positives, seulement, au mouvement uniforme. De plus une attrape complètement noire (donc plus foncée qu'une femelle véritable) provoque plus de réactions qu'une attrape de couleur normale; enfin des attrapes plus grandes que la normale provoquent plus de réponses positives que les attrapes dont les dimensions se rapprochent de celles des femelles réelles.

En ce qui concerne les Oiseaux, plusieurs auteurs ont remarqué que les réactions de nombreuses espèces d'Oiseaux domestiques, à l'égard de Rapaces en vol, sont fréquemment déclenchées par des Oiseaux complètement inoffensifs : le Coq domestique pousse son cri d'alarme, non seulement quand un épervier vient à passer, mais aussi comme réaction à l'apparition soudaine d'un Pigeon ou d'un Corbeau. Dans ce cas, c'est le type spécial de mouvement et le caractère soudain de l'apparition qui suffisent pour susciter l'alarme, bien que la forme d'un Pigeon soit tout à fait différente de celle de n'importe quel Oiseau de proie. TINBERGEN rapporte que O. et M. HEINROTH ont observé au Zoo de Berlin de nombreux Oiseaux qui prenaient la fuite à la vue des premiers Martinets qui volent au printemps. Or il y a une certaine ressemblance entre un Martinet et un Oiseau de proie, et cette fois, c'est la forme, alliée au mouvement, qui provoque la fuite. Dans le but de vérifier cette hypothèse, plusieurs auteurs ont étudié les réactions d'Oiseaux à l'égard de figurines en carton représentant des Oiseaux en train de voler (GOETHE, 1937; KRAETZIG, 1940; LORENZ, 1939). Ces vérifications révèlent toutes que si ces attrapes ont un cou court, les animaux, objets de l'expérience (divers Gallinacés, Oies et

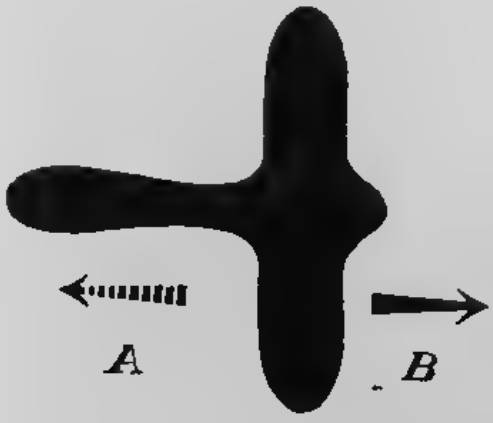


FIG. 1. — Attrape ambivalente utillsée par TINBERGEN sur les Oiseaux de basse-cour. — A : réactions nulles ou faiblement positives. — B : réactions franchement négatives (fuites).

Source : MNHN, Paris

Canards), donnent des signes d'alarme. D'autres caractéristiques (forme et dimensions des ailes et de la queue) sont pratiquement inopérantes. Il faut signaler ici l'expérience réalisée avec une attrape ambivalente (fig. 1), avec laquelle seul le sens du mouvement permet de dire où se trouve le cou. Quand l'attrape se déplace dans un sens, l'aspect est celui d'une Oie, et les réactions sont faiblement positives ou nulles; dans l'autre sens on obtient l'aspect d'un Oiseau de proie, et les réactions sont des fuites (TINBERGEN, 1948).

Les travaux de LORENZ et de TINBERGEN ont ouvert des voies nouvelles aux recherches sur l'instinct. Nous songeons spécialement aux recherches de PRECHT et ses collaborateurs.

En 1952, O. DNESS, élève de PRECHT, a fait un essai très complet d'analyse expérimentale de la pariade et de la prédation chez les Araignées Salticides (Untersuchungen über die angeborenen Verhaltensweisen bei Springspinnen).

La pariade et la prédation sont deux comportements innés qui se composent de deux actions partielles (actes consommatoires) dont la possibilité de déclenchement dépend surtout de distances déterminées qui séparent l'Araignée de l'objet-stimulus. Les stimuli-clés des « mécanismes innés de déclenchement » de la prédation sont certains signes de forme, de mouvement et de grandeur. De plus des variations quantitatives d'un caractère du mouvement peuvent provoquer des variations qualitatives dans les réponses; ainsi un déplacement lent déclenche l'action partielle de se glisser furtivement, alors que des objets qui se déplacent vite déclenchent une approche de la proie jusqu'à la distance de saut sans qu'il y ait de glissement. Enfin, l'excitation ne dépend pas seulement de ces signes, mais aussi du fond sur lequel l'objet se déplace : dans des conditions favorables, elle peut devenir particulièrement efficace. Un tel contraste augmente la sélectivité de la prédation.

Dans le mécanisme inné de déclenchement de la pariade apparaissent aussi des stimuli-clés : patte d'Araignée, segmentation du thorax, rayures noires et blanches de l'abdomen. Il s'agit là de signes innés qui, dans leur complexité, rappellent déjà des « Gestalten » acquises. Les signes faits par le mâle avec ses pattes antérieures ont pour effet d'inhiber chez la femelle le comportement prédateur. La marche d'approche, au lieu d'aboutir au saut de prédation, se continue par une « danse d'amour » du mâle, qui rend la femelle prête à l'accouplement. A ces facteurs externes du déclenchement des réactions, s'ajoutent des facteurs internes, qui modifient les seuils d'excitation et la vigilance optique. Ces facteurs internes constituent l'énergie ou motivation de l'action instinctive, ce que LORENZ a appelé en un mot : Instinkterregung.

Nous sommes certains aujourd'hui que le mouvement joue un grand rôle dans la détection de la proie chez les Salticides. Cependant HEIL dit que dans le genre *Evarcha*, on peut obtenir des réactions de prédation avec des Mouches mortes, mais non avec des attrapes ou des modèles dessinés. DRESS tente de trancher la question.

Dans une première série d'expériences, l'attrape se déplace rapidement dans le champ visuel de l'Araignée. Les animaux d'expériences sont d'abord

Source : MNHN, Paris

nourris à satiété puis laissés de 10 à 14 jours à l'obscurité et à 15°C. Deux heures avant de commencer les observations, on porte la température à 25° et on éclaire la caissette où a lieu l'expérience. Comme attrapes, l'auteur utilise des Mouches mortes, des boules de plastiline, des modèles dessinés se déplaçant à 6 cm de distance, avec une vitesse d'environ 2 cm/s (19°/s). Les modèles dessinés sont des Mouches, des cercles, des triangles, des carrés, des croix, des échiquiers, etc., en noir sur blanc. Toutes ces attrapes avaient au plus 8 mm de diamètre, soit 7°45′ en diamétre angulaire. Elles furent presque toutes attaquées, mais la phase de « glissement furtif » vers la proie manquait. Les Araignées marchaient jusqu'à distance de saut, puis bondissaient sur le leurre.

Dans une deuxième série d'expériences, les objets-stimuli sont immobiles, et dans ce cas, quelle que soit la forme des attrapes dessinées, le sujet les ignore. La grandeur est aussi sans action. Dans un certain nombre de cas, les modèles en relief et les Mouches mortes elles-mêmes laissent les Araignées indifférentes ! Examinons d'abord le cas des modèles dessinés. Si, au début d'une expérience, un modèle dessiné est en mouvement, et qu'on l'arrête, la réaction d'approche commencée s'interrompt, même si la distance est alors la distance normale de saut. Les animaux regardaient encore l'objet immobile pendant quelque temps, puis s'en détournaient. On provoque dans ces conditions 4 sauts sur 80 essais, ce qui est faible et montre bien l'importance du mouvement. L'effet excitant de l'attrape devenue immobile augmente si l'on fait faire un va-et-vient derrière celle-ci à un écran blanc portant des raies noires.

Les résultats sont très différents avec les attrapes solides immobiles qui exercent une forte excitation quand elles apparaissent dans le champ visuel frontal de l'Araignée, mais á 4 ou 5 cm de distance tout au plus. Il suffit d'amener l'attrape à 4 cm de l'Araignée et de la laisser immobile. Dans ces conditions, on obtient 76 réponses positives sur 120 présentations. Les boules de plastiline de 2 mm de diamètre sont deux fois et demie plus attractives que les boules de 5 mm de diamètre.

Dans une troisième série d'expériences, les objets sont mus lentement. A 1 cm/s environ, des modèles dessinés mobiles donnent, comme aux vitesses plus grandes, des réactions de prédation à peu près complètes, sans glissement, jusqu'à 10 cm de distance (la vitesse angulaire est alors de 6°/s). Si on descend à une vitesse de 0,5 cm/s (environ 3°/s), l'effet reste à peu près le même, mais la distance critique diminue ainsi que l'intensité de la réaction. A 0,25 cm/s et au-dessous, les attrapes ne sont plus efficaces qu'à 4 cm de distance (vitesse angulaire : 3°30′/s). Elles déclenchent alors le glissement et le saut (comme les objets solides immobiles), surtout si elles se présentent frontalement à l'Araignée.

Des attrapes solides qui se meuvent lentement agissent comme des modèles dessinés, mais avec cette différence que les Araignées approchent « à pas de loup », lorsque la vitesse du mobile est au plus de 0,5 cm/s.

Enfin, dans une dernière série d'expériences, c'est le *mouvement propre de l'attrape* (sans translation), qui constitue le stimulus. Les observations dans la nature montrent déjà que les Araignées affamées détectent les mouvements de parties du corps (ailes, pattes, etc.) de proies stationnaires.

Source : MNHN, Paris

DRESS a d'abord provoqué des mouvements d'approche chez l'Araignée par le va-et-vient de la paroi portant l'attrape, laquelle consistait en un petit disque à secteurs blancs et noirs qui pouvait tourner (fig. 2); puis il arrête ce mouvement de va-et-vient et fait tourner l'attrape (ceci à diverses distances). Au delà de 4 cm, il n'y a aucun résultat : l'animal fixait l'attrape quelque temps, puis s'en éloignait. Mais à 3 cm, au moins, on obtient, dans les mêmes conditions, un glissement d'approche prudent suivi de saut, dans 50 % des cas.

DRESS a aussi étudié la pariade chez les Salticides. Dans une première série d'expériences l'auteur dessine des modèles représentant des Araignées avec un nombre plus ou moins grand de pattes. Les modèles les plus efficaces sont ceux qui ont des pattes bien placées, avec une épaisseur normale, une allure naturelle. Il arrive que le mâle saute sur ces modèles comme sur une proie. Mais les modèles dessinés ne déclenchent généralement pas la danse d'amour. Il faut pour cela des attrapes en relief, en plastiline. Les modèles placés de côté sont presque aussi efficaces que les modèles en position normale. Par contre les modèles complètement renversés sont beaucoup moins efficaces. Ces expériences confirment ce que l'on savait sur le rôle de la forme des attrapes dans le déclenchement de la pariade chez les Salticides. Dans une deuxième série d'expériences, l'auteur fixe sur de petites plaques d'acier certaines parties détachées du corps de femelles et fait se mouvoir ces attrapes sur le sol de la cage d'expériences avec un aimant suspendu au-dessus. Ces attrapes mobiles sont très efficaces. Même après l'enlèvement des quatre paires de pattes, les mâles sont attirés dans 50 % des cas. Si on rend méconnaissable l'abdomen en le peignant complètement en noir, les femelles mortes provoquent la pariade à condition qu'elles aient des pattes.

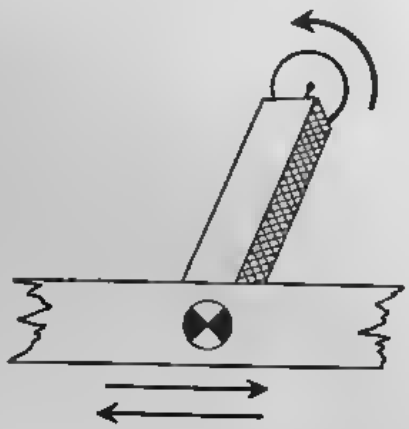


FIG. 2.
Attrape tournante de DRESS.

Le travail de DRESS a jeté quelque lumière sur les mécanismes innés de déclenchement des actions instinctives essentielles. Il a pu établir que les actions instinctives appartenant à divers « cercles fonctionnels », selon l'expression de V. UEXKUELL (prédation, pariade, etc.), ainsi que leurs actions partielles, sont alimentées par la même énergie interne (Instinkterregung).

Complétant les travaux de DRESS, PRECHT se livre à des recherches destinées à préciser les divers modes de comportement inné : tropismes, tendances (mouvements de recherche causé par la faim par exemple), actions instinctives non liées à des tendances, telle la fuite devant un ennemi, et actions instinctives liées à des tendances, comme la prédation. Ici encore les phénomènes de la perception visuelle du mouvement sont utilisés. Dans ce travail (Ueber das angeborene Verhalten von Tieren.

Source : MNHN, Paris

Versuche an Springspinnen *(Salticidae)*, 1952), PRECHT expérimente sur des femelles des genres *Epiblemum* et *Evarcha*. Son appareillage consistait en une caissette en verre dont un petit côté portait un tube en verre de 1 mètre de long sur 2 cm de diamètre. Le plancher de la caissette est en verre opale. Sur les deux grands côtés de la caissette on déplaçait des bandes de carton portant un point dessiné. L'ensemble est éclairé par une lampe de 200 watts. De cette manière on pouvait déclencher des actions instinctives partielles jusqu'à épuisement de l'Instinkterregung. La réaction de prédation consiste en réactions d'orientation et en composantes successives : approche, glissement et saut. Le glissement manque si le mouvement de l'attrape est trop rapide, ce qui confirme l'observation de DRESS.

Dès que les Araignées, après leur marche d'approche, se préparaient à sauter, on enlevait l'attrape au bon moment. Ainsi on pouvait déclencher la marche d'approche un certain nombre de fois successivement. Les femelles les plus affamées peuvent parcourir 3 ou 4 m dans ces conditions avant que cesse la réaction de saut. Il y a donc, dans ce cas, dépense d'énergie interne spécifique. PRECHT pense que, au contraire (et c'est là une opinion qui lui est propre), la tendance à manger, manifestée par des mouvements de recherche de la nourriture, ne décroît pas si l'animal bondit sur des attrapes, cette tendance s'accroît même avec la faim : l'animal qui a faim est toujours capable de saisir une proie si, fatigué par les sauts, il lui est permis de se reposer quelques heures.

Le saut de fuite est déclenché par l'apparition d'un ennemi (approche d'un doigt par exemple). Ce saut a lieu quel que soit le sens de l'approche, d'avant en arrière ou d'arrière en avant, mais les stimuli les plus efficaces viennent de l'arrière. A mesure que l'expérience se poursuit, le saut de fuite devient de plus en plus difficile à obtenir et sa longueur diminue : de 8 à 4 cm au début, il tombe á 2 cm vers la fin, et s'annule. Mais ce saut consomme peu d'énergie, car s'il n'est plus déclenchable après de fréquentes répétitions, il suffit de 5 minutes de repos pour qu'il reparaisse. Chez *Evarcha*, il est encore déclenchable quand le sujet est complètement fatigué par les sauts de prédation.

Ainsi, d'après l'auteur, il doit y avoir deux sortes de phénomènes de fatigue : l'un pourrait dépendre de la consommation de l'Instinkterregung, l'autre d'une fatigue des éléments moteurs du centre ou de certains effecteurs.

***

En 1953, BUDDENBROCK et MOLLER-RACKE ont étudié la vision chez les Lamellibranches du genre *Pecten* (Ueber den Lichtsinn von *Pecten*) : description de l'œil; champ visuel des yeux multiples; stimuli efficaces : obscurcissement, variations dans la répartition de l'éclairement du milieu, couleurs, mouvement des objets.

Deux sortes d'expériences ont été instituées en ce qui concerne ce dernier point. Les auteurs ont d'abord considéré l'effet de la vitesse du mobile, par déplacement d'un écran blanc sur fond noir. Chez *P. jacobaeus*, les réponses sont positives en majorité si la vitesse est faible (2 à 4 cm/s); elles sont négatives pour les vitesses de 4 á 30 cm/s. Ensuite les auteurs se

Source : MNHN, Paris

demandent quelle doit être l'amplitude liminaire de déplacement du mobile, et ils trouvent que chez *P. jacobaeus* le seuil se situe aux environs de 10 cm. Mais ce seuil s'abaisse à 5 cm chez *P. varius*.

Les auteurs se demandent ensuite si la perception du mouvement peut dépendre d'une seule rétine ou si elle dépend nécessairement de l'ensemble des rétines. Des expériences portant sur des animaux à yeux extirpés plus ou moins nombreux, on conclut qu'un seul œil peut percevoir le mouvement. Un seul œil est capable de déclencher une réaction positive ou négative de l'animal entier. Les auteurs étudient enfin, et pour la première fois chez les Mollusques, le comportement de *Pecten* dans les tambours à raies. Chose curieuse, tandis que les Arthropodes (*Carcinus moenas* par exemple) réagissent mieux à de nombreuses raies ou de nombreux objets en mouvement qu'à un seul, chez *Pecten* c'est le contraire. Mais un individu qui ne réagit pas dans un tambour tournant présentant de nombreuses raies noires, réagit dans les mêmes conditions si on empêche le fonctionnement d'ensemble des yeux par sectionnement des nerfs optiques des bords du manteau en leur milieu. On peut en conclure que les yeux exercent une inhibition les uns sur les autres.

Source : MNHN, Paris

RÉSUMÉ

En somme, la perception visuelle du mouvement a d'abord été surtout étudiée chez l'Homme, point de départ tout à fait normal. Dans notre propre comportement, le mouvement n'est qu'un signe avertisseur, notre perception visuelle étant surtout celle de la forme ; il est donc naturel que pendant longtemps on ait considéré la perception du mouvement comme secondaire.

Mais les études et les réflexions de certains psychologues, tels que William James et Margaret Washburn, ont conduit à se demander si ce n'était pas le contraire qui était vrai.

Néanmoins les nombreuses expériences, rarement très précises d'ailleurs, qui ont été faites entre les deux guerres ont surtout montré que l'animal répond volontiers au mouvement des objets : on n'affirme pas encore le caractère primordial de cette perception. Nous mentionnerons ici l'étude d'ensemble de Minkiewicz, critiquable dans la forme qu'il lui a donnée, mais à retenir dans son intention : cet auteur est de ceux qui ont insisté sur la généralité de ce phénomène dans le monde animal.

Il faut attendre David Katz pour assister à un véritable renversement des valeurs : c'est la perception visuelle du mouvement qui joue un rôle essentiel dans les comportements animaux, et non celle de la forme. Cette notion est fondamentale, aussi bien du point de vue psychologique que de celui de la biologie.

Ces dernières années enfin, avec des zoopsychologues comme Lorenz, Tinbergen, Precht, etc., l'étude de la perception visuelle du mouvement est entrée dans le cadre des recherches sur le comportement instinctif des animaux, sans anthropocentrisme, ce qui était indispensable pour progresser dans la voie de la psychologie expérimentale.

Source : MNHN, Paris

DEUXIÈME PARTIE

ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DE LA PERCEPTION VISUELLE DU MOUVEMENT CHEZ PERCA FLUVIATILIS L.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE PREMIER

DESCRIPTIONS DE L'APPAREIL D'EXPÉRIENCES

BUT DE L'APPAREIL ET CONDITIONS QU'IL DOIT REMPLIR

Cet appareil est destiné à l'observation commode des Poissons réagissant aux objets en mouvement, et doit permettre l'étude quantitative de leurs réactions (voir pl. I).

Il comporte une cuve où l'animal évolue aisément, tandis qu'une attrape se déplace dans son champ visuel, à l'extérieur de cette cuve, afin d'éviter des effets parasites, vibratoires notamment, qui risqueraient de faire intervenir des réactions étrangères à la perception visuelle.

Un système mécanique mettra en mouvement l'attrape selon une trajectoire de forme désirée et à une vitesse régulière et réglable.

Des dispositifs automatiques font connaître la vitesse de translation de l'attrape, le nombre de ses passages, sans intervention manuelle de l'observateur, afin de ne pas le déranger pendant les expériences.

Un socle de bois portant le tableau de commande est construit de telle façon que les vibrations du mécanisme ne se transmettent pas à la cuve, et des installations accessoires faciliteront l'observation des plus fines réactions sans que les animaux soupçonnent la présence de l'observateur.

LA CUVE

Elle ne doit pas être trop encombrante, tout en présentant une piste suffisante. C'est pourquoi nous avons renoncé à une cuve en parallélipipède allongé dont la course est nécessairement limitée, même si l'aquarium atteint une longueur inacceptable. Avec un couloir circulaire, au contraire, nous réalisons une piste sans fin et d'encombrement réduit. Avec un diamètre de 0,64 m, notre cuve, de 2 mètres de tour, présente une courbure assez peu accentuée pour que des Poissons de bonne taille y nagent dans des conditions satisfaisantes.

Source · MNHN, Paris

En raison de cette forme, le mouvement général de l'attrape est circulaire également, et il est plus facile dans ces conditions d'obtenir un mouvement régulier que dans le cas d'un déplacement en ligne droite; une fois l'appareil lancé, il atteint son régime normal en deux ou trois secondes; à partir de ce moment l'attrape pourra parcourir une distance indéfinie sans variations de vitesse.

Cette cuve est réalisée par l'assemblage de deux cylindres concentriques solidaires d'une couronne de base; l'espace compris entre les deux cylindres, d'un volume de 40 litres, constitue la cuve d'expérience proprement dite. Le cylindre extérieur est une paroi transparente en plexiglas de 1,5 mm d'épaisseur; le reste est en tôle galvanisée et soudée de 0,6 mm. La forme de l'ensemble rappelle un moule à savarin de grande dimension, posé sur les piliers du socle.

A une courte tubulure soudée au fond de la cuve est raccordé un tuyau en caoutchouc servant au remplissage et à la vidange.

L'APPAREILLAGE ÉLECTRIQUE

Il se compose du moteur d'entraînement du mobile et de ses leviers de mise en route et de renversement de marche.

En outre, un déclencheur de chronomètre permet de savoir, à 1/5^{e} de seconde près, le temps que met l'attrape pour effectuer un tour complet; à partir de cette indication il est facile de calculer la vitesse linéaire de l'attrape. Le déclencheur de chronomètre, vissé sur le tableau de commande, est un système à électro-aimant dont le circuit est fermé grâce à un bras horizontal solidaire de l'axe de rotation de l'attrape. Des contacts en argent évitent tout dérèglement par oxydation. Ce dispositif ferme aussi le circuit d'un compteur de tours.

Ces installations ont exigé la mise en place d'un redresseur à valve, le déclencheur de chronomètre et le compte-tours fonctionnant sur courant continu de 150 volts et 110 volts respectivement.

L'installation électrique se complète de l'éclairage de la cuve : une lampe « argenta », très diffusante, de 40 watts seulement, n'élevant pas sensiblement la température de la masse d'eau située au-dessous d'elle, mais très éclairante, est maintenue dans l'axe de la cuve par une potence métallique.

ENTRAINEMENT DU MOBILE (Pl. II)

Il y a deux groupes de pièces tournantes : le groupe « moteur » et le groupe « mobile », en liaison par une courroie de cuir.

Le groupe moteur comprend un moteur de 125 volts, à courant alternatif, fixé à la partie antérieure du socle, l'axe de l'induit tourné vers la cuve. Il peut fonctionner dans les deux sens.

Source : MNHN, Paris

L'axe de l'induit porte une vis sans fin qui entraîne une grande roue dentée en nylon, à dents obliques, en prise parfaite avec la vis. Cet ensemble tourne silencieusement dans un carter plein d'huile.

De ce carter sort un essieu horizontal à vitesse de rotation fortement démultipliée (4 tours par seconde environ) sur lequel a été fixée une vis sans fin en laiton qui actionne un pignon de 38 dents dont l'axe vertical est porté par un petit bâti métallique solidaire du carter du moteur. Cet axe vertical, à rotation très lente, porte une petite poulie qui transmettra par la courroie le mouvement au groupe mobile.

Le mobile — qui constituera une attrape, de dimensions, de couleur et de forme désirées — est entraîné circulairement près de la paroi de plexiglas. Il est fixé à un fil en nylon très mince, invisible, vertical, le long duquel on peut le régler en hauteur. Ce fil est maintenu par un arc de cercle métallique qui termine un bras horizontal tournant au-dessus du bord supérieur de la cuve. Ce bras est en tube d'aluminium; en l'allongeant de façon télescopique, on peut régler la distance de l'attrape à la paroi transparente. Il est solidaire de l'axe de rotation de l'appareil, axe qui se confond avec l'axe géométrique de la cuve cylindrique. Cet axe tourne de façon très douce grâce à un petit roulement à billes situé à son extrémité supérieure et fixé à une barre diamétrale soudée en haut de la cuve, visible sur notre photographie (pl. I).

Cet axe s'embraye par le bas avec le flector d'un deuxième axe, dans le prolongement du premier, de la hauteur des piliers. De cette façon on a réalisé l'indépendance de la cuve qui peut être retirée pour le nettoyage ou pour la révision des autres organes de l'appareil, sans aucune modification préalable; et, si en remettant la cuve en place, les deux axes verticaux ne se retrouvent pas rigoureusement dans le prolongement l'un de l'autre, l'ensemble fonctionne parfaitement, grâce au flector.

L'axe vertical inamovible porte, solidement fixé sur lui un jeu de cinq poulies tournées dans un cône d'aluminium. Ces poulies ont respectivement 4, 7, 10, 13 et 16 cm de diamètre. Une fine courroie reliera l'une d'elles à volonté, à la petite poulie à rotation lente du moteur dont nous avons parlé. La tension de la courroie, après chaque changement de poulie, s'obtient par un tendeur analogue à celui que l'on voit dans un dérailleur de bicyclette.

C'est donc par changement de poulies que l'on obtient la vitesse désirée de l'attrape (de 25 à 100 secondes pour un tour complet). Le cas échéant un frein de cuir agissant sur un tambour porté par le moteur permettra des vitesses intermédiaires ou des déplacements exceptionnellement lents de l'attrape. Pour les vitesses plus élevées, on remplace la petite poulie du moteur par une poulie plus grande.

LE SOCLE

Il se compose d'une planche en hêtre de 70 × 95 cm et de 5 cm d'épaisseur. La partie antérieure porte le tableau de commande et le moteur; la

Source : MNHN, Paris

majeure partie de sa surface est occupée par six piliers disposés aux sommets d'un hexagone régulier. Par leur partie supérieure, ils sont reliés entre eux au moyen de ponts en hêtre. Cet ensemble supporte la cuve dont le poids est aussi bien réparti que possible.

La principale caractéristique du socle est un dispositif d'atténuation des vibrations. Le moteur repose sur une planchette en sapin (le bois mou absorbant mieux les vibrations), par l'intermédiaire de vis à bois enfilées dans des tubes en caoutchouc; entre la base du moteur et la planchette sont coincées de petites couronnes de caoutchouc traversées par ces mêmes vis; de cette façon il n'y a pas de contact direct entre le métal et le bois. Un dispositif analogue empêche tout contact direct entre la planchette de sapin et le socle de hêtre.

Quand le moteur tourne, presque toutes les vibrations sont absorbées. Pratiquement aucune n'est transmise à la cuve, car celle-ci repose sur les piliers et les ponts par l'intermédiaire d'amortisseurs réalisés à l'aide de simples tubes en caoutchouc.

OBSERVATIONS DES ANIMAUX EN EXPÉRIENCE

Toutes les bonnes conditions expérimentales étant réalisées et les vibrations parasites éliminées, il est enfin indispensable de pouvoir observer d'un même point de vue les animaux en expérience et de préférence sans en être aperçu, car la Perche est assez peureuse.

A cet effet, deux miroirs de 12 × 35 cm ont été placés derrière la cuve, de telle façon que l'observateur installé devant le tableau de commande ait sous les yeux toute la piste.

Un écran percé de fentes horizontales et disposé devant la cuve, au-dessus du tableau de commande, permet de suivre l'animal dans ses évolutions sans que celui-ci aperçoive l'observateur, ce qui est une condition essentielle pour obtenir un comportement aussi naturel que possible.

On s'assure de temps en temps de la température de l'eau. On la renouvelle quand elle accuse une augmentation de température de plus de 2° C par rapport à celle du début, et tout spécialement si la température dépasse 18° C. Pour cela on vide la cuve jusqu'à mi-hauteur et on la remplit à nouveau, lentement, avec de l'eau fraîche. S'il y a lieu on recommence l'opération, mais il faut se garder, afin d'éviter sinon de fâcheux accidents, du moins un comportement anormal pendant un certain temps, de renouveler brusquement la totalité du volume d'eau.

Indépendamment de l'élévation de température, l'appauvrissement en air dissous est une cause de désordre; on voit le Poisson barboter à la surface, plus rien ne peut l'attirer dans les profondeurs. Ici encore on renouvellera l'eau progressivement car un brusque enrichissement en oxygène est mauvais pour l'animal.

On peut estimer que la température de l'eau croît approximativement de 1° C par heure : on peut donc se baser là-dessus pour renouveler l'eau périodiquement. On en profitera pour laisser le moteur se refroidir.

Source : MNHN, Paris

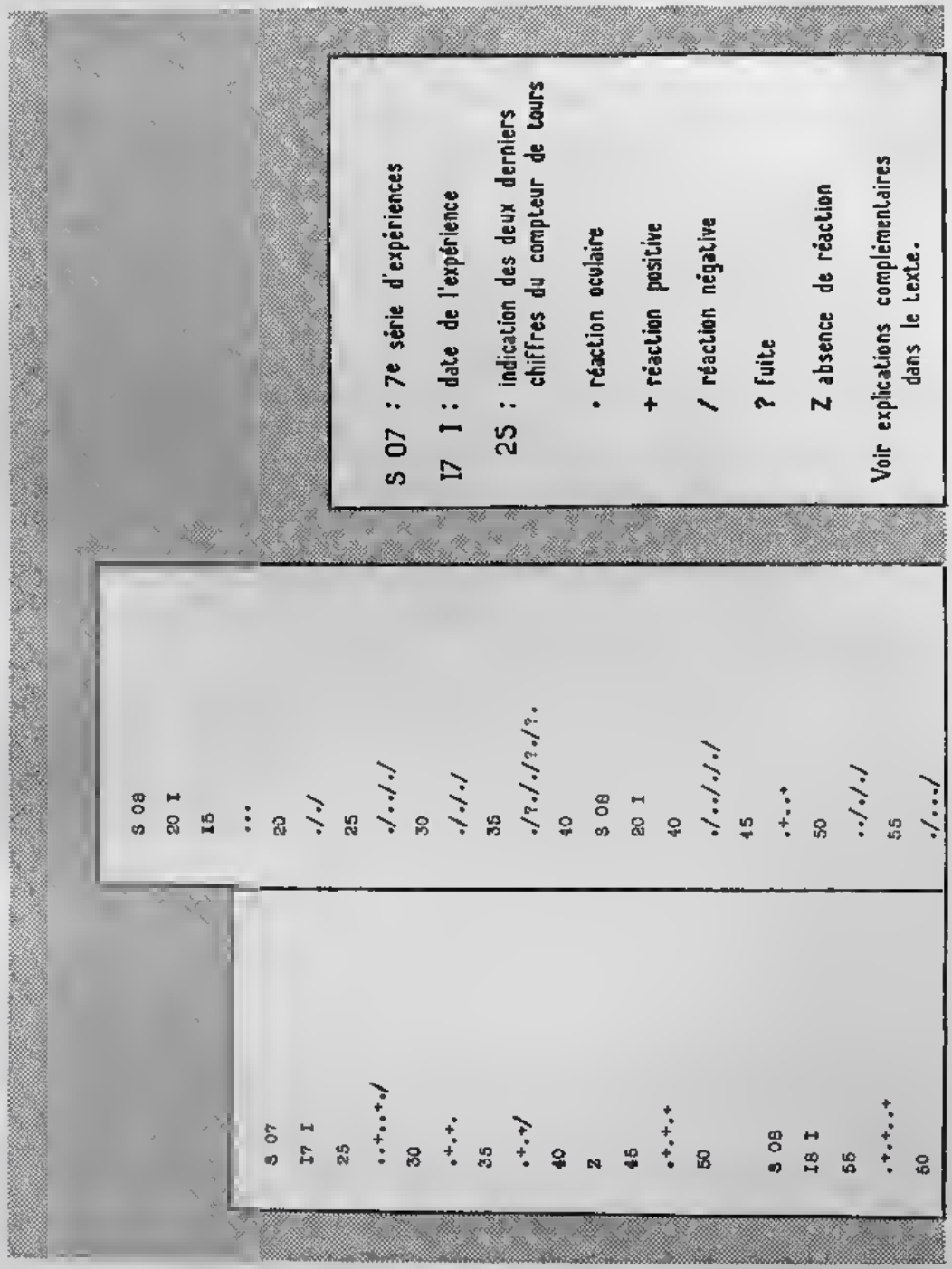


FIG. 3.
Notation dactylographiée des réactions sur bandes.

Source : MNHN, Paris

Dès que le sujet est introduit dans la cuve d'expérience, il faut éviter de se montrer en blouse blanche dont la clarté signale les moindres gestes de l'opérateur, ce qui risque de troubler le Poisson pendant plusieurs minutes.

Quand le mobile passe dans le champ visuel du Poisson, on observe les réactions de celui-ci, les plus fréquentes étant les mouvements d'yeux; ensuite viennent les mouvements des nageoires; ceux de tout le corps, enfin la poursuite. Les mouvements de la bouche peuvent aussi être notés, bien que manifestement ils ne soient pas toujours dus au passage de l'attrape et soient par conséquent assez difficiles à interpréter. Toutes les réactions sont notées au fur et à mesure des observations par des signes conventionnels à la machine à écrire, de façon presque automatique (fig. 3).

La poursuite étant la réaction principalement étudiée, il est nécessaire de la détailler. En premier lieu on doit tenir compte de la latence, ou temps que met le Poisson à réagir. Ensuite intervient la durée de la poursuite et son amplitude (distance en centimètres parcourue par le Poisson pendant la poursuite, évaluation facilitée par la présence d'un boulon sur le bord du bas de la cuve exactement tous les dix centimètres). L'intensité de la réaction, ou vitesse, est fonction des deux grandeurs précédentes (quotient amplitude/durée).

Par lecture du compteur de tours automatique, on sait le nombre de passages nécessaires pour déclencher la réaction de poursuite et celui qui correspond à l'extinction de cette réaction.

La figure 3 donne les principales explications des signes conventionnels adoptés dans la notation des réactions. Les poursuites sont désignées par un groupe de 6 chiffres : par exemple 040315 signifie 4 secondes de latence, 3 secondes de poursuite sur une distance de 15 centimètres.

Les notations dactylographiées sur bande sont transcrites sur les fiches d'expériences selon la convention suivante (pour 5 passages de l'attrape dans le champ visuel du sujet) :

Notation sur bandes	Notation sur fiches
Zéro ou un +	0 (= 0 point)
2 ou 3 +	$\underset{+}{0}$ (= 5 points « positifs » si l'expérience porte sur 10 sujets)
4 ou 5 +	+ (= 10 points « positifs »)
Zéro ou un /	0 (= 0 point)
2 ou 3 /	$\underset{-}{0}$ (= 5 points « négatifs »)
4 ou 5 /	— (= 10 points « négatifs »)

Pour avoir le pourcentage indispensable au tracé du graphique, il suffit de faire le total des points obtenus par les 10 sujets testés dans une condition d'expérience déterminée.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE II

ÉTUDE DES RÉACTIONS DE LA PERCHE AU MOUVEMENT UNIFORME DE L'ATTRAPE

CHOIX DU MATÉRIEL D'EXPÉRIENCES

Nous avons choisi la Perche comme matériel d'expérience pour diverses raisons. Tout d'abord c'est une espèce facilement déterminable. *Perca fluviatilis* L. est un Poisson du groupe des Téléostéens, ordre des Percomorphes. Cet ordre comprend seulement deux familles dans nos eaux douces; elles sont bien distinctes : si les trois premiers rayons de la nageoire anale sont épineux, il s'agit de la famille des Centrarchidés (Perche-Soleil, Perche Truitée, Perche Noire); si ce sont les deux premiers rayons de l'anale qui sont épineux nous avons affaire à la famille des Percidés. Celle-ci comprend en France quatre genres classés d'après les caractères de la nageoire dorsale : une seule dorsale : genre *Acerina* (ou Grémille); deux dorsales dissemblables séparées par un intervalle : genres *Sander* et *Zingel;* deux dorsales dissemblables, contiguës, non séparées par un intervalle : genre *Perca*. Ce genre ne renferme en France qu'une seule espèce, *Perca fluviatilis* L., répandue dans la plupart des eaux peu courantes de nos régions, sauf dans le Midi où elle est plus rare; on la trouve abondamment dans l'Est de la France. Signalons l'existence dans les Vosges d'une variété de *Perca fluviatilis* spéciale aux lacs de Gérardmer et de Longemer; elle ne dépasse pas 18 cm de longueur, a le dos moins arqué et une forme plus allongée que la Perche typique. C'est uniquement à la Perche typique que nous avons eu recours.

D'autre part, nous avons demandé conseil à plusieurs pêcheurs au lancer qui nous ont recommandé la Perche pour les motifs suivants : 1° c'est une espèce vorace qui présente, au moins quand elle est jeune (quelques années), une grande curiosité pour tout ce qui se meut; 2° il est assez facile d'obtenir une dizaine ou plusieurs dizaines de sujets du même âge et de la même provenance, ce qui est nécessaire pour des expériences en série; 3° son élevage ne présente pas de difficultés spéciales.

Source : MNHN, Paris

CONDUITE DES EXPÉRIENCES

Les Perches sont conservées dans un aquarium à eau courante oxygénée par une trompe à eau. Il est tenu compte sur les fiches d'expériences où sont consignés les résultats des observations de toutes les particularités relatives aux Perches : longueur et poids moyen des individus, âge approximatif, provenance, ainsi que les maladies constatées dans l'élevage, etc.

L'appareil est rempli d'eau fraîche dont la température ne doit pas présenter avec celle de l'eau de l'aquarium une différence supérieure à 2° C, ce déséquilibre pouvant entraîner la mort du Poisson par embolie gazeuse.

La Perche est alors introduite dans la cuve pe l'appareil et l'on note, avec la date, l'heure de la mise en eau. Le transport de l'animal de cet aquarium à la cuve de l'appareil d'expérience perturbe son comportement normal; à cause de cela, il est indispensable de le laisser reposer un quart d'heure avant le début des mesures.

Il faut éviter que les expériences aient lieu deux jours de suite sur les mêmes individus car les Perches semblent conserver la mémoire du déplacement de l'attrape pendant 24 heures au moins. Dans le cas où l'aquarium se trouve à proximité de l'appareil il est nécessaire, pour éviter une accoutumance à l'attrape ou une inflence d'une expérience sur l'autre, que les Poissons qui demeurent dans l'aquarium ne voient pas le mobile se déplacer dans leur champ visuel au cours des expériences sur leurs congénères.

Dans ces premières expériences on a choisi un mobile de forme géométrique simple, afin de donner toute son importance au facteur mouvement. On a adopté la forme sphérique pour éviter les changements d'aspect au cours du déplacement. Il s'agissait d'une petite sphère de 7 mm de diamètre taillée dans un bloc de matière plastique très légère et d'un blanc très pur, sorte de liège synthétique que les entomologistes Allemands utilisent comme fond pour leurs cartons à Insectes. La trajectoire était régulièrement circulaire, sans saccades. L'orientation du Poisson par rapport au déplacement du mobile n'est pas sans importance : en effet le Poisson réagit mieux quand le mobile se déplace dans le même sens que lui que lorsqu'il se déplace en sens inverse; nous avons donc donné dans toutes ces expériences au déplacement du mobile le sens du déplacement du Poisson.

Nous avons étudié en fonction des vitesses des déplacements de l'attrape les réactions du Poisson et leurs variations. Les différentes vitesses utilisées ont été en moyenne, d'après les données du chronomètre, de 585; 120,65; 99,38; 79,63; 59,85; 41,75; 22,75; 12,90 et 4,06 secondes pour un tour, ce qui correspond en centimètres par seconde à 0,34; 1,65; 2,05; 2,56; 3,40; 4,87; 8,97; 15,81; 50,25 et, en vitesse angulaire par rapport à l'œil du Poisson, à 1°57′; 9°22′; 11°36′; 14°21′; 18°46′; 25°59′; 41°54′; 57°42′ et 78°45′ par seconde de temps, la distance des yeux du Poisson

Source : MNHN, Paris

Réactions	Mouvements d'yeux	- de nageoires	- de la bouche	- généraux	Poursuites
V					
9°30'/s	33,3	0	0	0	0
11°30'/s	50	8,3	8,3	0	0
14°30'/s	100	50	8,3	25	0
19°/s	86	50	50	26	8,3
28°/s	100	66,6	58	42	25
42°/s	58	25	16,6	25	0
57°30'/s	48	0	0	0	0
79°/s	0	0	0	0	0

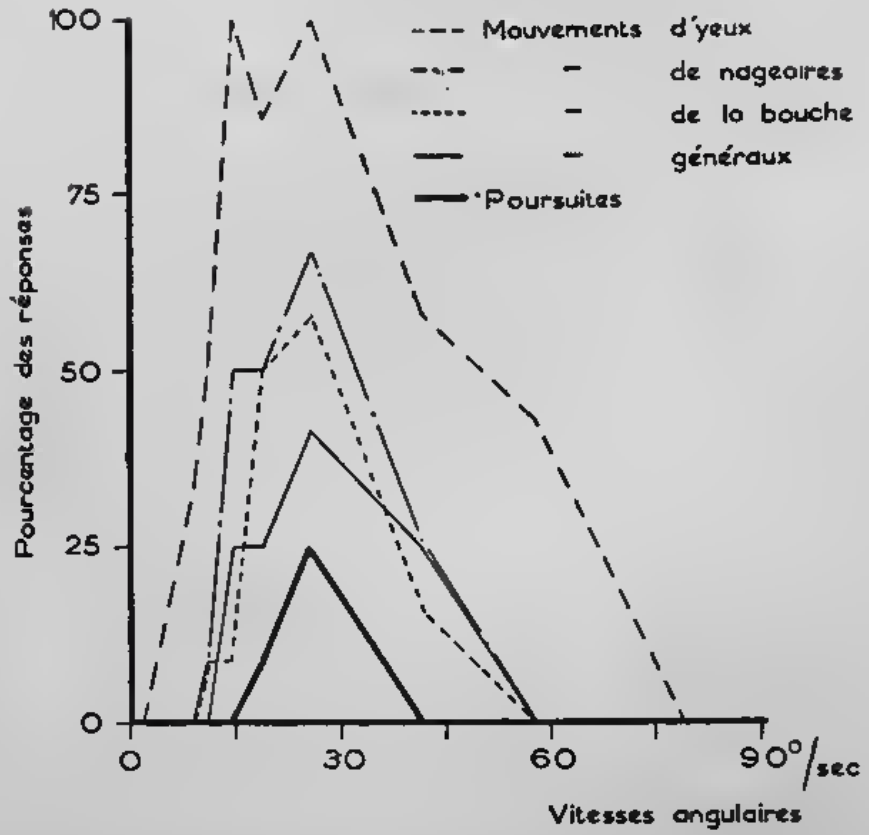


FIG. 4. — Mouvement uniforme, trajectoire horizontale d'une sphère de 7 mm de diamètre. Pourcentage des réponses de *Perca* en fonction de la vitesse angulaire du mobile. 12 sujets, 5 mesures par sujet.

Source : MNHN, Paris

au mobile au moment du passage de celui-ci à la normale étant d'environ 10 centimètres (1).

Nos résultats mettent en évidence les pourcentages des réactions positives obtenues en fonction des différentes vitesses de l'attrape. Il n'a pas été observé dans ces conditions, de réactions négatives. Si nous examinons les courbes représentatives de ces pourcentages nous constatons que les réactions les plus fréquentes sont les mouvements d'yeux : pour les vitesses angulaires comprises entre 14° et 26° par seconde nous obtenons facilement 100 % de ces réactions (voir fig. 4).

Le seuil des réactions oculaires pour la perception du mouvement paraît correspondre à une vitesse de 12°/s pour la moitié des sujets; pour les sujets les plus sensibles, ce seuil est de 3°/s; notons que chez l'Homme il est de 1'/s (cf. tabl. ci-dessous). A 78°/s le mouvement ne cause plus de réponses optomotrices en aucun cas. Les mouvements des nageoires et de la bouche commencent entre 12°/s et 18°/s pour la moitié des sujets et ne se produisent plus au delà de 58°/s. Les mouvements généraux du corps (sans locomotion toutefois) ont lieu dans des limites un peu plus restreintes sur l'échelle des vitesses angulaires du mobile : 18°/s à 58°/s. Enfin les mouvements de poursuite ne se manifestent que dans 25 % des cas au plus, et pour des vitesses de l'attrape allant de 18°/s à 26°/s environ.

QUELQUES DONNÉES SUR LA PERCEPTION VISUELLE DU MOUVEMENT

SUJETS	ACUITÉ VISUELLE	AMPLITUDE LIMINAIRE DE DÉPLACEMENT DU MOBILE	SEUIL INFÉRIEUR DE LA VITESSE DU MOBILE	FRÉQUENCE CRITIQUE DE FUSIONNEMENT
Homme.....	1′	20″	1′/sec.	27/sec. (*)
Insectes	60′	—	1′20″/sec.	(yeux lents) 10/see. (yeux rapides) 220/see.
Perche	env. 5′	3°	3°/see.	—
Seiche	3′30″	—	7′/sec.	—

(*) En éclairement moyen.

(1) Par suite du phénomène de réfraction le sujet voit le mobile se déplacer à une vitesse apparente légèrement inférieure à la vitesse angulaire réelle. L'étude de la marche des rayons nous a montré que cette différence varie de façon complexe en fonction du déplacement du mobile; elle est absolument négligeable dans les conditions où nous avons expérimenté.

Source : MNHN, Paris

CONCLUSION

La Perche de 3 étés répond facilement à des objets en mouvement, d'abord par des mouvements d'yeux, puis des mouvements de nageoires, enfin des mouvements généraux et des réactions de poursuite. L'étude quantitative de ces réactions en fonction des vitesses d'une attrape sphérique montre que le seuil de la perception du mouvement est d'environ 2 cm/s à 10 cm de distance ou 12°/s. Pour les vitesses égales ou supérieures à 50 cm/s, ou 78°/s, toute perception du mouvement cesse.

AMPLITUDE LIMINAIRE DE DÉPLACEMENT DU MOBILE

Les expériences précédentes ne nous ont pas renseigné sur le déplacement minimum que doit effectuer l'attrape pour déclencher les réactions oculaires, les mouvements de nageoires, etc. On a donc mis au point un dispositif cachant aux yeux du Poisson la trajectoire du mobile à l'exclusion

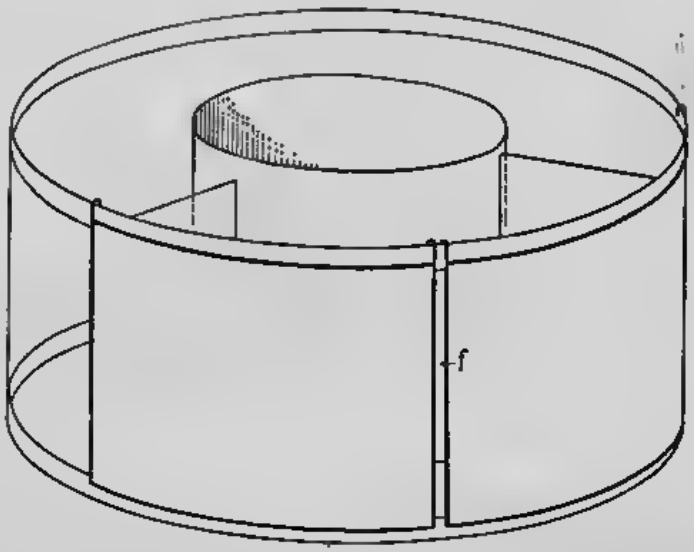


FIG. 5. — Disposition des écrans et des cloisons sur la cuve d'expériences pour l'étude de l'amplitude de déplacement du mobile. — *f* : fente varlable entre les écrans.

d'un parcours de longueur désirée (il ne pouvait être question de lancer et d'arrêter l'appareil, car le moteur met un certain temps pour atteindre son régime normal et il ralentit avant l'arrêt complet).

Ce dispositif est constitué par deux écrans translucides mis côte à côte et laissant entre eux une fente de largeur variable.

Source : MNHN, Paris

Description du système à fente réglable. — Chaque écran est constitué d'un chassis rectangulaire en fil de fer galvanisé, accroché au bord supérieur de la cuve et courbé de telle façon que sa forme épouse la paroi cylindrique de la cuve du côté externe. Ils sont étroitement appliqués contre le plexiglas afin de ne pas gêner le passage de l'attrape (fig. 5).

Sur le châssis est tendue une feuille de papier calque dont la transparence met le Poisson dans des conditions plus voisines des conditions antérieures qu'un écran opaque.

Conduite des expériences. — La Perche est introduite dans la cuve de l'appareil de mesures 15 à 20 minutes avant le début des expériences, mais au lieu de la laisser nager librement dans le couloir circulaire, comme dans les expériences précédentes, on limite sa course par deux cloisons rectangulaires de rhodoïd afin qu'elle demeure toujours en face de la fente limitée par les bords des deux écrans translucides; ainsi le déplacement visible restreint du mobile s'effectue nécessairement dans son champ visuel.

Le modèle de l'attrape et la forme de sa trajectoire sont les mêmes que dans la première série d'expériences : une petite sphère blanche de 7 mm de diamètre se déplaçant horizontalement autour de la cuve, à vitesse constante. Ces vitesses, voisines de celles précédemment utilisées, sont de

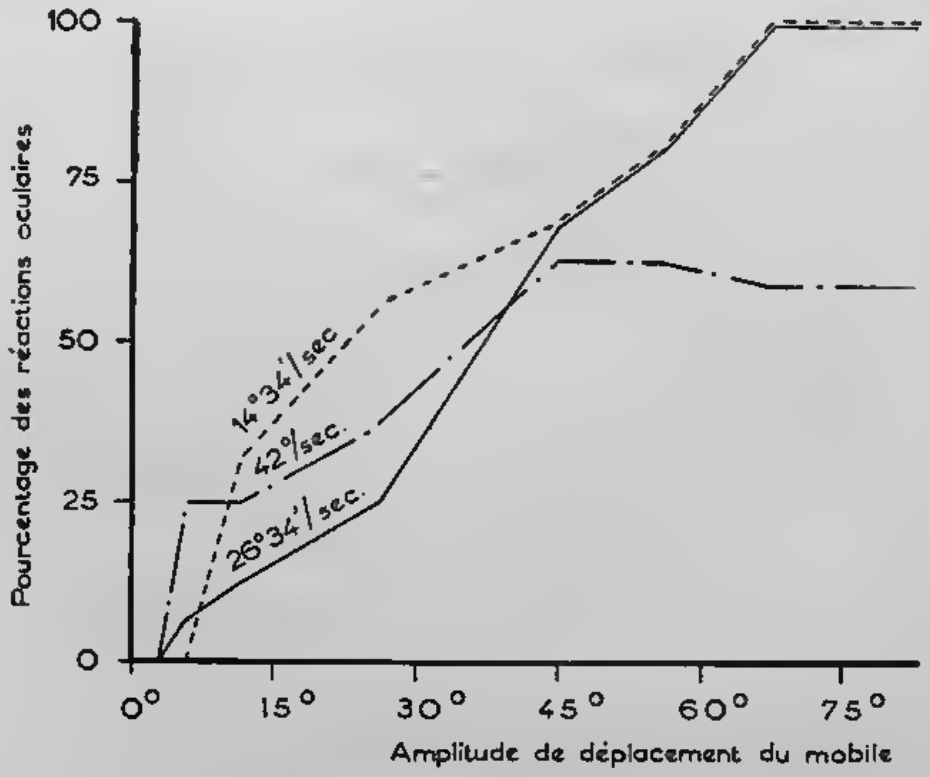


Fig. 6. — Pourcentage des réactions oculaires de *Perca* en fonction de l'amplitude de déplacement du mobile.

Source : MNHN, Paris

2,6, 5 et 9 cm/s, soit, en vitesses angulaires par rapport aux yeux du Poisson situés à environ 10 cm de l'attrape au moment du passage de celle-ci à la normale: 14°34′; 26°34′ et 42° par seconde de temps.

Les amplitudes du déplacement de l'attrape, réalisées par l'ouverture plus ou moins grande de la fente entre les écrans, sont de 0,5 cm; 1 cm; 2 cm; 5 cm; 10 cm; 15 cm et 25 cm., ce qui correspond, en déplacements angulaires par rapport aux yeux du Poisson, à 2°52′; 5°43′; 11°19′; 26°34′; 45°; 56°19′ et 68°12′. Au delà de 25 cm d'amplitude le Poisson se comporte comme si l'attrape effectuait un parcours illimité et pour chaque vitesse considérée les pourcentages des réactions sont très voisins de ceux que nous avons indiqués précédemment.

Dans cette étude nous n'avons retenu que les pourcentages des réactions oculaires : en effet pour les faibles amplitudes il est difficile de noter avec précision les mouvements de nageoires et d'ensemble du corps de l'animal, à travers une fente étroite; par contre l'œil, de petite dimension, étant facilement repérable, aucune de ses réactions n'a pu être omise.

Pour chacune des vitesses utilisées une courbe représentative exprime le pourcentage des réactions oculaires de nos Perches en fonction de l'amplitude angulaire du déplacement de l'attrape. L'examen du graphique (fig. 6) met en évidence trois faits :

1° Jusqu'à 25 cm d'amplitude (68°12′) il y a croissance du nombre des réactions oculaires;

2° La vitesse est sans influence sur le pourcentage de ces réactions jusqu'à une amplitude de 10 cm (45°);

3° Le seuil absolu des réactions oculaires est assez bas : le Poisson commence à réagir pour une amplitude liminaire de déplacement de l'attrape de 0,5 à 1 cm (dans ces conditions, pour la vitesse maximum du mobile utilisée, c'est-à-dire 42°/s le Poisson aperçoit l'attrape durant 1/10 de seconde environ).

En amplitude angulaire ce seuil se situe entre 2°52′ et 5°43′. Il est relativement élevé si nous le comparons aux résultats obtenus chez l'Homme. D'après Basler l'amplitude liminaire de déplacement d'un mobile est de 20″ pour l'œil humain (c'est-à-dire le 1/3 seulement de son acuité visuelle normale). Remarquons que chez la Perche l'acuité visuelle est de 5′ environ.

Conclusion

Les réactions oculaires de la Perche aux objets en mouvements commencent à être sensibles pour des amplitudes liminaires de déplacement de l'attrape situées entre 2°52′ et 5°43′. Le nombre de ces réactions croît en fonction de l'importance du déplacement de l'attrape jusqu'à une amplitude angulaire de 68°. Pour les faibles amplitudes de déplacement, les diverses vitesses utilisées n'influent pas sur le pourcentage des réactions.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE III

ÉTUDE DES RÉACTIONS DE LA PERCHE AU MOUVEMENT PÉRIODIQUE DE L'ATTRAPE

1° DÉPLACEMENT SINUSOÏDAL

INTRODUCTION. BUT. APPAREILLAGE

Nous allons étudier maintenant les réactions de la Perche au déplacement d'une attrape sphérique, dont la trajectoire n'est plus horizontale et uniforme, comme dans les expériences précédentes, mais sinusoïdale.

Nous nous sommes servis pour cette étude de l'appareil d'expériences déjà décrit, mais complété de la façon suivante (voir pl. III) :

Un disque d'aluminium solidaire de l'essieu du moteur entraîne tangentiellement une roue caoutchoutée dont l'axe, perpendiculaire à celui du disque, porte un bras de manivelle. Rappelons que dans les expériences précédentes l'attrape était fixée à un fil de nylon tendu dans l'arc terminal de la poutrelle tournante. Maintenant, le fil porte-attrape peut coulisser verticalement et, considérablement prolongé, rejoint le bras de manivelle suivant un trajet assez complexe : il longe la poutrelle tournante, remonte vers le projecteur, longe la potence de celui-ci et redescend vers le bras de manivelle auquel il est attaché par son extrémité proximale. Quatre petites poulies à roulement très doux assurent les différents renvois du fil, et un poids de 10 g, attaché à son extrémité distale, le tend. Quand le bras de manivelle tourne, le fil exécute un mouvement de va-et-vient et l'attrape monte et descend périodiquement, l'amplitude double de ce mouvement alternatif étant égale au diamètre du cercle décrit par le bras de manivelle (1). Si l'axe de rotation de l'appareil demeure embrayé, il y a combinaison du mouvement de translation et du mouvement alternatif et l'attrape décrit une sinusoïde. Quand l'axe de rotation est débrayé, la vitesse de translation s'annule et la trajectoire de l'attrape est verticale et périodique. Le bras de manivelle, réglable, est gradué en centimètres, ce qui permet

(1) Nous entendons désormais par « amplitude » le double en valeur absolue, de l'amplitude trigonométrique habituelle.

Source : MNHN, Paris

d'obtenir une sinusoïde d'amplitude donnée. Quant à la fréquence, elle est fonction de la vitesse de rotation de la roue caoutchoutée : celle-ci peut glisser le long de son axe et tourne plus ou moins vite selon qu'elle est fixée plus ou moins près du centre du disque d'aluminium. La longueur d'onde se calcule en fonction de la vitesse de translation de l'extrémité de la potence tournante et de la fréquence (application de la formule $V = \lambda \nu$). Il faut remarquer que les grandeurs V et ν sont totalement indépendantes, bien que la translation de la potence et le mouvement alternatif de l'attrape soient commandés par le même moteur.

On peut démontrer que le mouvement de l'attrape en déplacement vertical périodique est le même que celui du piston dans un cylindre de machine à vapeur : il est donc sensiblement sinusoïdal, d'autant plus que la portion de fil, attaché au bras de manivelle, homologue d'une bielle, est grande par rapport au bras de manivelle. Par conséquent, dans le cas d'une trajectoire sinusoïdale développée, nous obtenons une courbe extrêmement voisine d'une sinusoïde mathématique. Pour se rendre compte de la forme exacte de la trajectoire on peut la photographier. Pour cela on dispose un rectangle de velours noir contre la paroi de plexiglas de l'appareil et l'on remplace la sphère blanche en matière synthétique par une petite boulette (3 mm) de papier d'aluminium très brillant. Sous l'éclairage d'une lampe survoltée on obtient un violent contraste de luminosité. Devant un appareil photographique dont l'obturateur demeure ouvert, on fait se déplacer la petite sphère dont l'image lumineuse inscrit sur la plaque sensible une sinusoïde (voir photographies, pl. VI).

MATÉRIEL BIOLOGIQUE

Il est constitué d'une population de dix Perches âgées de 2 étés environ, renouvelée quand il y a lieu à partir d'une réserve provenant en partie des établissements de pisciculture d'Eguelshardt (Moselle) et en partie d'étangs situés à proximité de Strasbourg. Elles sont prises isolément pour ces mesures après un jeûne moyen de 5 jours. La Perche est introduite dans la cuve 15 à 20 minutes avant le début des mesures.

ÉTUDE DES RÉACTIONS DE LA PERCHE

1. — AU DÉPLACEMENT VERTICAL, ALTERNATIF DE L'ATTRAPE

Conduite des expériences.

Dans ce cas particulier le système d'entraînement de la potence est débrayé et la vitesse de translation est nulle. Afin que le Poisson se trouve

Source : MNHN, Paris

toujours en face de l'attrape qui se meut verticalement, on doit en limiter la nage. On se sert à cet effet de deux rectangles en rhodoïd calés radiairement dans la cuve circulaire. Le modèle d'attrape est toujours une sphère blanche de 7 mm de diamètre.

Le pourcentage des réponses est établi en fonction de l'amplitude du mouvement alternatif pour chacune des fréquences utilisées : 1/2, 1, 2 et 4 oscillations doubles par seconde. Pour chacune de ces fréquences les amplitudes 0,25 cm, 1, 2, 3, 4, 7 et 10 cm sont employées, soit, en amplitudes angulaires (le Poisson se trouvant à une distance d'environ 10 cm de l'attrape pendant les expériences) : 1°30′; 5°30′; 16°30′; 22°; 35° et 45°.

Dans ces expériences nous n'avons tenu compte que des réactions oculaires et des mouvements généraux. En effet dans une étude systématique, les réactions de poursuite ou de fuite, quoique spectaculaires, sont trop rares dans les réactions indiquées ci-dessus pour être utilisables statistiquement. Par contre les mouvements d'ensemble du corps s'observent fréquemment; ce sont d'ailleurs des réactions de même sens (positives ou négatives) que les poursuites et les fuites. Les mouvements de nageoires sont d'intérêt secondaire; mieux vaut par conséquent ne pas surcharger un graphique assez difficile à lire. Les courbes représentatives des réactions oculaires et des réactions d'ensemble du corps sont, comme on le verra plus loin de deux types bien distincts : allure parabolique pour les premières, allure sinusoïdale pour les secondes.

Ici encore nous avons effectué 5 mesures par sujet.

Résultats

Nous allons étudier les résultats obtenus avec la fréquence 4 d'abord, car le graphique est ainsi d'une lecture plus facile. Ensuite on étudiera les résultats obtenus avec les autres fréquences (voir fig. 7).

a) *Réactions au mouvement vertical alternatif de fréquence 4.*

La courbe représentative des réactions oculaires ressemble á une parabole. Dès l'amplitude de 0,25 nous obtenons 65 % de réactions oculaires. Le maximum (100 % de réponses) correspond à une amplitude de 2 cm. Ensuite la courbe amorce une chute ; avec des amplitudes plus grandes la vitesse moyenne de l'attrape s'éléve et atteint des valeurs de moins en moins stimulantes, et lorsque l'amplitude dépasse 4 cm il n'y a plus du tout de réaction oculaire.

La courbe des pourcentages des mouvements généraux a une forme sinusoïdale, avec une partie négative correspondant à des réactions de crainte (recul du Poisson). Les mouvements généraux sont observables chez 25 % des sujets à l'amplitude de 0,25 cm. Le maximum est atteint avec 1 cm d'amplitude (45 % de réponses positives). Ensuite il y a diminution de ces réactions car des mouvements de crainte apparaissent, abaissant le pourcentage des mouvements généraux et il y a exactement équilibre entre les réponses positives et les réponses négatives vers 2 cm d'am-

Source : MNHN, Paris

plitude. Au moment où la courbe des mouvements généraux passe par le point d'équilibre certains Poissons réagissent positivement, d'autres, au cours de la même série de mesures, négativement; certains ont des réponses qui changent constamment de sens pendant qu'ils sont en expériences et

Ampl.		0,25	1	2	3	4	7	10
V 1/2	r. oc.	15	55			75	95	90
	m. gx.	0	10			55	45	40
V 1	r. oc.	40	65			100	95	100
	m. gx.	16	10			40	20	-20
V 2	r. oc.	35	65	90		100	70	
	m. gx.	6	20	30		-20	5	
V 4	r. oc.	65	90	100	65	30		
	m. gx.	25	46	20	-35	-5		

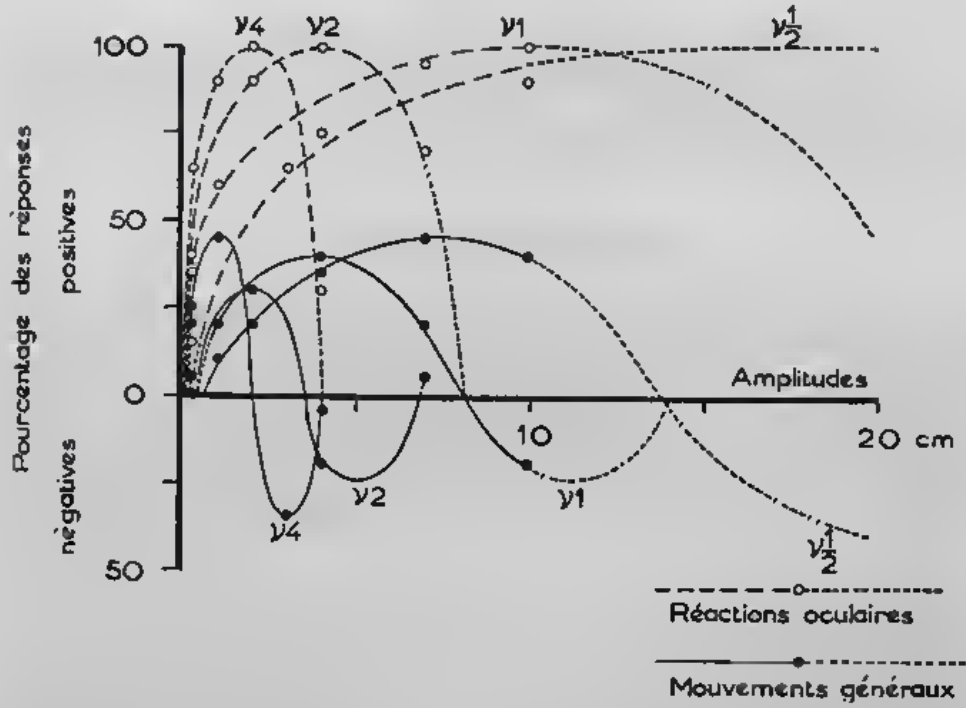


FIG. 7. — Mouvement vertical alternatif d'une attrape sphérique de 7 mm. de diamètre. Pourcentage des réponses de *Perca* en fonction de l'amplitude du trajet vertical. 10 sujets, 5 mesures par sujet.

une dernière catégorie ne répond pas du tout : algébriquement le total des réponses pour une dizaine de Perches est très voisin de zéro. A l'amplitude de 3 cm, on observe des réactions de crainte dans 35 % des cas : c'est le point minimum de la courbe (on observe alors souvent des fuites réelles

Source : MNHN, Paris

arrêtées par la cloison de rhodoïd); à partir de cette amplitude aucun sujet désormais ne répond positivement. Si l'amplitude croît encore les réactions de crainte diminuent et à l'amplitude de 4 cm il n'y a plus de réaction d'ensemble du corps.

b) *Réactions au mouvement vertical alternatif de fréquence* 2.

Les courbes représentatives des réactions oculaires et des mouvements généraux ressemblent respectivement à celles étudiées ci-dessus, mais elles sont plus étalées sur l'axe des amplitudes. Le maximum des réactions oculaires (100 %) est atteint à 4 cm (au lieu de 2 cm d'amplitude); ces réactions s'annulent avec une amplitude de 8 cm (au lieu de 4 cm). Pour les mouvements généraux nous notons : maximum 2 cm (au lieu de 1 cm), minimum 5 (au lieu de 3 cm). Il n'y a plus de mouvements généraux pour 7 cm d'amplitude (au lieu de 4 cm).

c) *Réactions au mouvement vertical alternatif de fréquences* 1 *et* 1/2 (voir pl. IV).

Ici les courbes sont encore plus étalées, particulièrement pour la fréquence 1/2. Pour cette dernière fréquence les courbes ne sont qu'amorcées parce que notre appareillage ne permet pas d'utiliser une amplitude supérieure à 10 centimètres.

Analyse du graphique.

Le fait que les courbes du graphique s'étalent d'autant plus sur l'axe des amplitudes que la fréquence est basse nous conduit à penser qu'il y a compensation entre la fréquence et l'amplitude : la Perche réagit de la même façon à un mouvement alternatif de petite amplitude et de fréquence élevée qu'à un mouvement de grande amplitude et de fréquence basse. L'analyse des diverses courbes du graphique permet de préciser que le produit de la fréquence par l'amplitude est sensiblement constant pour les points homologues de ces courbes : par exemple les *réactions oculaires* atteignent leur maximum avec une amplitude de 10 cm quand la fréquence est de 1 (produit 10); avec une amplitude de 4 cm la fréquence est de 2 (produit 8), et avec une amplitude de 2 cm quand la fréquence est de 4 (produit 8). Les *mouvements généraux* atteignent leur maximum aux fréquences 1/2; 1; 2 et 4 avec les amplitudes de 7 cm, 4 cm, 2 cm, 1 cm, ce qui donne les produits 3,5; 4; 4; 4. Pour les autres principaux types de réactions, extinction des réactions oculaires, point d'équilibre des mouvements généraux, maximum des réponses négatives, extinction des mouvements généraux nous obtenons aussi, dans chaque cas, des produits constants.

Que représente ce produit ? Il n'est autre que la moitié de la vitesse moyenne de l'attrape, sur sa trajectoire verticale, puisque celle-ci est égale au double produit de la fréquence par l'amplitude du mouvement vertical périodique. Nous en déduisons que le facteur principal déterminant les

Source : MNHN, Paris

réactions dans le cas du mouvement vertical alternatif de l'attrape est la vitesse moyenne de celle-ci, l'amplitude et la fréquence étant des facteurs secondaires.

CONCLUSION

La Perche de 2 étés perçoit le mouvement vertical, alternatif, d'une attrape sphérique, à condition que le produit de la fréquence par l'amplitude soit compris dans certaines limites, car il est prouvé que ces réactions sont fonction de la vitesse moyenne de l'attrape (double produit de la fréquence par l'amplitude). L'animal répond par des mouvements d'yeux pour une vitesse moyenne comprise entre 1 et 32 cm/s (5°30′ et 72°30′/s). L'animal réagit positivement au maximum, pour une vitesse angulaire voisine de 38°/s de l'attrape. Si cette vitesse augmente (65°/s), des réactions de crainte apparaissent et l'animal tend à prendre la fuite. Si la vitesse croît toujours (70°/s) les réactions cessent.

ÉTUDE DES RÉACTIONS DE LA PERCHE

II. — AU DÉPLACEMENT SINUSOÏDAL DE L'ATTRAPE

Conduite des expériences.

Le système d'entraînement de la potence est embrayé et l'attrape décrit une sinusoïde. Il nous faudra maintenant distinguer deux vitesses : 1° la vitesse de propagation de l'onde sinusoïdale, égale à la vitesse de translation de la potence; 2° la vitesse réelle de l'attrape sur sa trajectoire sinusoïdale, plus grande que la précédente, bien entendu. Pour être bref, nous écrirons simplement : « vitesse de propagation » et « vitesse réelle ».

Nous avons utilisé 4 vitesses différentes de propagation : 2,02 cm/s (11°30′/s en vitesse angulaire); 3,29 cm/s (18°/s); 4,83 cm/s (26°/s) et 15,43 cm/s (57°/s).

Pour chacune de ces vitesses le pourcentage des réponses (réactions oculaires et mouvements généraux) est établi en fonction de la sinusoïde aux 3 fréquences suivantes : 1, 2 et 4. Nous obtenons avec les différentes vitesses de propagation utilisées, des résultats concernant les maxima des réactions oculaires (M. r. o.), les maxima des réponses positives des mouvements généraux (M. g. p.) et les maxima des réponses négatives des mouvements généraux (M. g. n.) :

1. — A la vitesse de 11°30′/sec.

M. r. o. :	ν1, ampl. 10 (60 %);	ν2, ampl. 7 (90 %);	ν4, ampl. 4 (80 %);
M. g. p. :	ν1, ampl. 4 (10 %);	ν2, ampl. 1 (10 %);	ν4, ampl. 1 (30 %);
M. g. n. :	ν1 ?	ν2 ampl. 7 (25 %);	ν4, ampl. 4 (40 %);

Source : MNHN, Paris

2. — A la vitesse de 18°/sec.

M. r. o. : v1, ampl. 4 (80 %);	v2, ampl. 2 (90 %);	v4, ampl. 1	(90 %);
M. g. p. : v1, ampl. 3 (30 %);	v2, ampl. 3 (50 %);	v4, ampl. 1	(30 %);
M. g. n. : v1, ampl. 10 (20 %);	v2, ampl. 7 (30 %);	v4, ampl. 3	(25 %);

3. — A la vitesse de 26°/sec.

M. r. o. : v1, ampl. 4 (100 %);	v2, ampl. 2 (90 %);	v4, ampl. 1	(100 %);
M. g. p. : v1, ampl. 2 (40 %);	v2, ampl. 1 (40 %);	v4, ampl. 0,25	(40 %);
M. g. n. : v1, ampl. 10 (10 %);	v2, ampl. 4 (40 %);	v4, ampl. 3	(30 %);

4. — A la vitesse de 57°/sec.

M. r. o. : v1, ampl. 7 (75 %);	v2, ampl. 4 (80 %);	v4, ampl. 1	(50 %);
M. g. p. : v1, ampl. 2 (20 %);	v2, ampl. 3 (20 %);	v4, ampl. 0,25	(10 %);
M. g. n. : v1, ampl. 10 (30 %);	v2, ampl. 4 (50 %);	v4, ampl. 2	(10 %).

Résultats et analyse des graphiques.

Si nous jetons un coup d'œil sur l'ensemble des graphiques des pourcentages des réponses au mouvement sinusoïdal relatifs aux diverses vitesses utilisées (voir fig. 8 à 11), nous sommes frappés de leur analogie avec le graphique des pourcentages des réponses au mouvement vertical alternatif : les courbes sont d'autant plus étalées sur l'axe des abscisses que la fréquence est plus faible. Les réactions oculaires sont représentées par une courbe d'allure parabolique; les mouvements généraux ont une courbe d'aspect sinusoïdal, avec une partie positive et une branche négative qui correspond à des réactions de crainte. Notamment le graphique de la figure 8 qui représente les pourcentages des réactions de la Perche pour la vitesse de propagation de 2 cm/s, ressemble à celui qui rend compte des réactions au mouvement vertical sinusoïdal (vitesse de propagation nulle) : il n'y a pas lieu de s'en étonner, puisqu'il y a somme toute peu de différence entre une vitesse nulle et une vitesse très faible. Les autres graphiques sont un peu plus resserrés sur l'axe des abscisses, surtout celui qui correspond à la vitesse de propagation de 15 cm/s.

L'analyse du graphique représentant les variations des pourcentages des réponses en fonction de l'amplitude du mouvement vertical alternatif (fig. 7), nous avait conduit à penser que c'est la vitesse réelle de l'attrape qui détermine essentiellement les réactions de la Perche.

Retrouverons-nous cette conclusion dans le cas du mouvement sinusoïdal proprement dit ? Il nous faut d'abord calculer cette vitesse réelle de l'attrape sur sa trajectoire sinusoïdale. Pour cela nous avons dessiné un certain nombre de sinusoïdes décrites par l'attrape au cours des expériences, en grandeur réelle et au millimètre près, sur un axe horizontal dont la longueur correspond exactement à la propagation de l'onde pendant une seconde de temps. Ces trajectoires ont toutes été choisies d'après les données des graphiques comme étant celles qui déclenchent chez les sujets le maximum de réactions oculaires, la cessation de ces réactions, le maximum

Source : MNHN, Paris

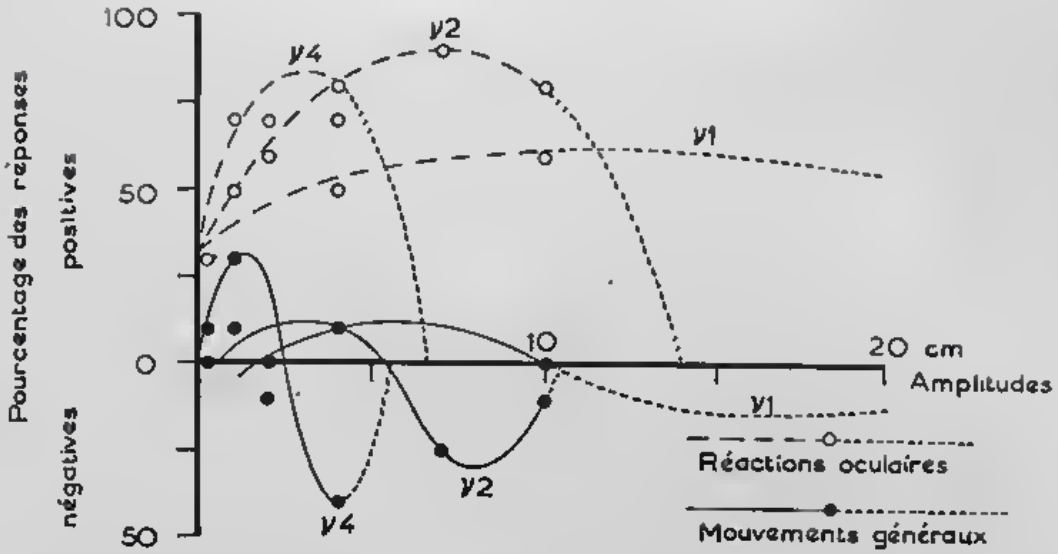


Fig. 8

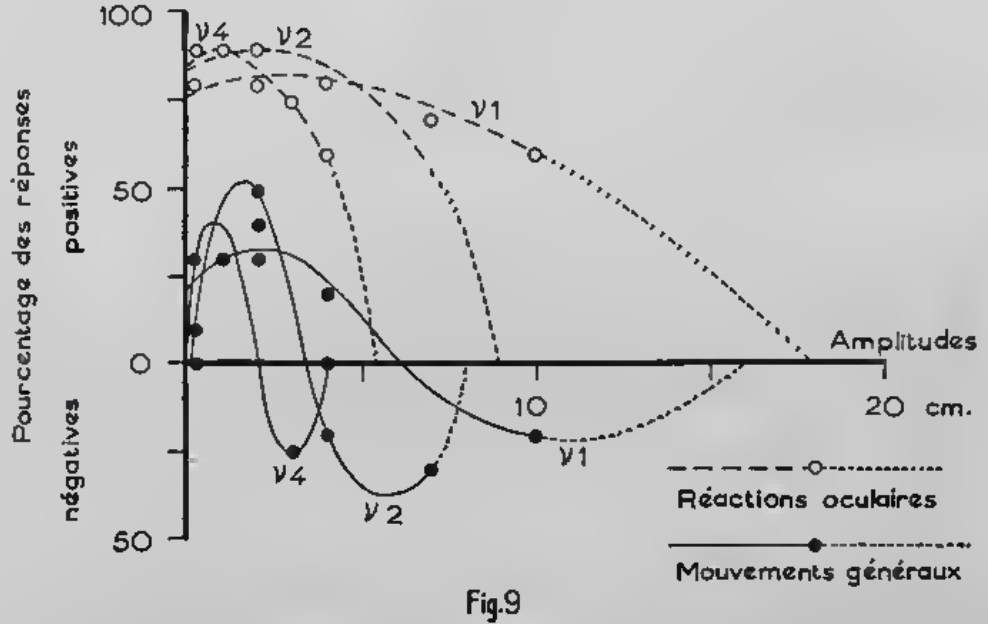


Fig. 9

Pourcentage des réponses de *Perca* au déplacement sinusoïdal d'une attrape sphérique de 7 mm. de diamètre, en fonction de l'amplitude de la sinusoïde :

Fig. 8. — Vitesse de propagation = 2,02 cm./s.
Fig. 9. — Vitesse de propagation = 3,29 cm./s.

de réactions positives du corps, le maximum de réactions négatives, le point d'équilibre entre ces deux types de réactions et enfin la cessation des mouvements généraux.

Source : MNHN, Paris

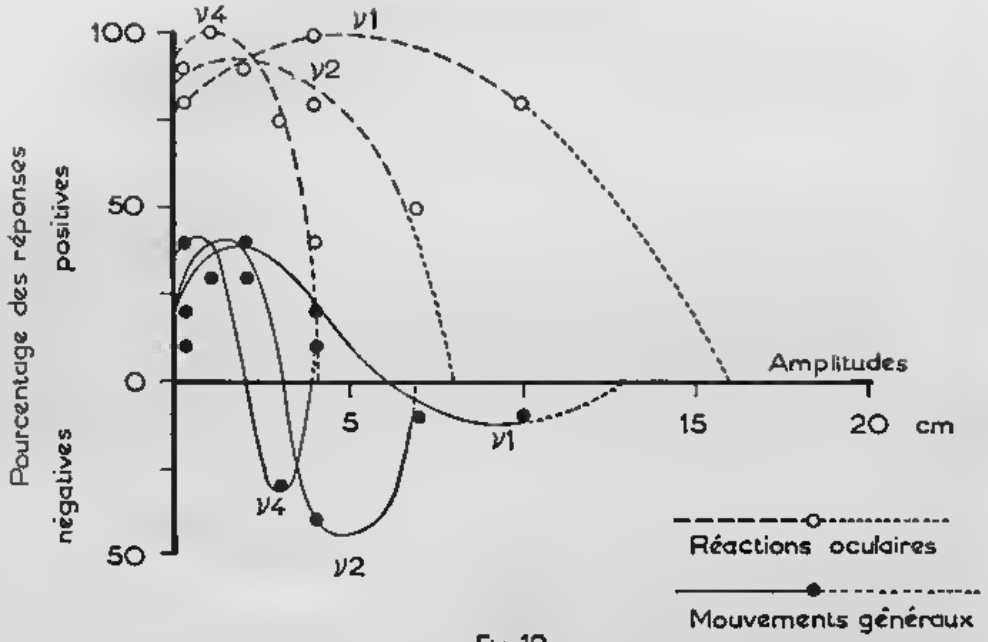


Fig. 10

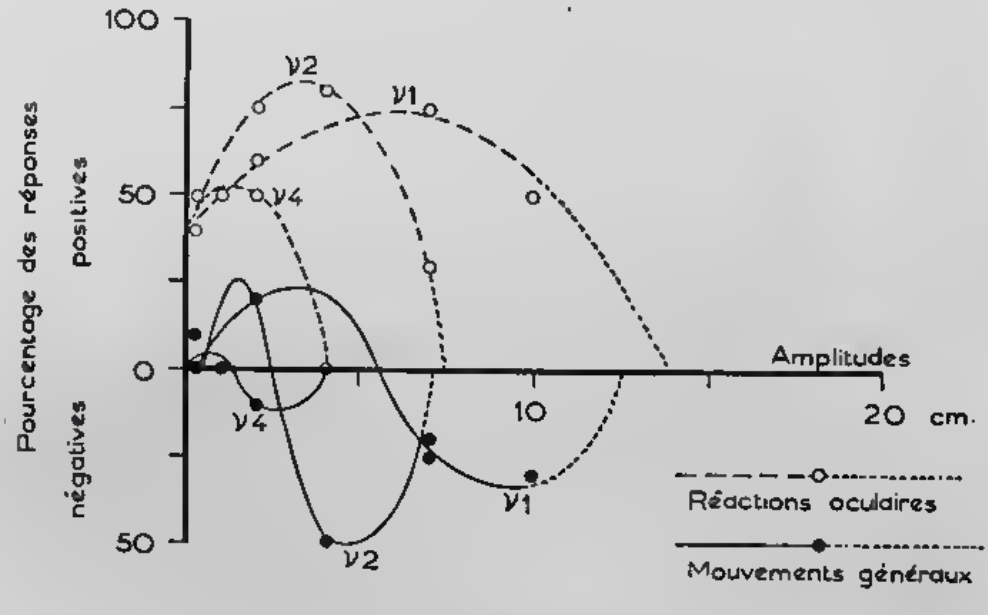


Fig. 11

Pourcentage des réponses de *Perca* au déplacement sinusoïdal d'une attrape sphérique de 7 mm. de diamètre, en fonction de l'amplitude de la sinusoïde (suite) :

Fig. 10. — Vitesse de propagation = 4,83 cm./s.

Fig. 11. — Vitesse de propagation = 15,43 cm./s.

Source : MNHN, Paris

A l'aide d'un curvimètre, nous avons mesuré la longueur en centimètres du chemin sinusoïdal parcouru par l'attrape pendant une seconde, ce qui nous donne immédiatement la vitesse en centimètres par seconde.

Nous avons pu alors établir les colonnes du tableau de la page 60 où, pour chaque vitesse de propagation utilisée, nous avons mentionné la vitesse réelle de l'attrape (en centimètres par seconde et en degrés par seconde) correspondant aux différentes fréquences et amplitudes. (Dans ce tableau, A = amplitude de la sinusoïde en centimètres, cm/s = vitesse réelle de l'attrape sur sa trajectoire en centimètres par seconde et d°/s = vitesse angulaire réelle de l'attrape sur sa trajectoire).

L'étude de ce tableau montre que pour chaque vitesse utilisée, les maxima, les minima et les cessations des réactions se produisent à des vitesses voisines, quelles que soient les caractéristiques des sinusoïdes décrites par l'attrape.

Ainsi, nous pouvons dire que la Perche réagit au déplacement sinusoïdal d'une attrape sphérique en fonction avant tout de la vitesse réelle de l'attrape sur sa trajectoire, tout comme Minkiewicz l'avait remarqué dans ses *Lois du Kinétotropisme* où il écrivait : « La réaction kinétotropique, en ce qu'elle a de spécifique, ne dépend pas de la trajectoire décrite par l'objet en translation qui la déclenche. Le mouvement de celui-ci peut bien être dirigé de haut en bas ou de bas en haut, de droite à gauche ou inversement, etc., sans que la réaction de l'animal subisse de ce chef un changement essentiel », et, un peu plus loin : « La réaction kinétotropique est déterminée par la vitesse angulaire de l'objet en mouvement par rapport à l'organe de la vision de l'animal considéré ».

***

Minkiewicz, qui avait soigneusement fait ses observations, mais n'en avait pas tiré de résultats quantitatifs, n'avait raison qu'en partie. Nous allons voir qu'un examen attentif des résultats et une représentation graphique appropriée nous permettra de mettre en évidence une légère action des diverses caractéristiques de la trajectoire sinusoïdale sur les réponses des sujets.

a) *Action de l'amplitude et de la fréquence.*

Lorsque nous disons, par exemple, que le maximum des mouvements généraux s'obtient avec une vitesse réelle de l'attrape de 31° à 35°/s, nous ne disons pas de combien est ce maximum. Or le pourcentage des réponses varie assez considérablement, dans les limites de cette vitesse réelle, suivant le choix des caractéristiques des trajectoires : le maximum sera de 50 % avec une fréquence de 2 et une amplitude de 3 à la vitesse de propagation de 3,3 cm/s, alors que, avec la même vitesse de propagation, le maximum sera seulement de 30 % avec une fréquence de 4 et une amplitude de 1 cm.

De même, pour une vitesse réelle, déterminée, de l'attrape, les plus hauts pourcentages de réactions de crainte s'observent avec une trajectoire sinusoïdale de l'attrape dont les caractéristiques seront : fréquence 2, amplitude 5, vitesse 4,8 cm/s.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU MONTRANT QUE LES RÉACTIONS DE LA PERCHE SONT ESSENTIELLEMENT DÉTERMINÉES PAR LA VITESSE RÉELLE DE L'ATTRAPE SUR SA TRAJECTOIRE

Réactions	1° mouvement uniforme (pour mémoire)		2° mouvement sinusoïdal																
			Fréq.	Vitesse de propagation de l'onde															
				Zéro			2,02 cm/s			3,29 cm/s			4,83 cm/s			15,43 cm/s		
	cm/s	°/s		A	cm/s	°/s	A	cm/s	°/s	A	cm/s	°/s	a	cm/s	°/s	A	cm/s	°/s
Maximum des réactions oculaires	4,6	28°/s.	1/2	↑	?	↑	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
			1	10	20	65°/s	10	20	55°/s	4	8	36°30'/s	4	10	45°/s	8	20	53°30'/s
			2	4	16	56°/s	5	20	55°/s	2	9	42°/s	2	10	45°/s	3	20	53°30'/s
			4	2	16	56°/s	2,5	16	51°/s	1,5	11	46°/s	1	8,5	45°30'/s	1,8	21,6	44°30'/s
Cessation des réactions oculaires	30	73°/s.	1/2	↑	?	↑	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
			1	↑	?	↑	↑	?	↑	↑	↑	↑	?	↑	↑	↑	↑	↑
			2	8	32	72°30'/s	?	↑	↑	9	55	74°/s	6	33	73°/s	7,5	35	74°/s
			4	4	32	72°30'/s	4,5	36	79°/s	5,5	45	77°30'/s	4	32	72°30'/s	3,75	35,5	74°30'/s
Maximum des mouvements généraux positifs	4,8	26°/s.	1/2	7	7	38°/s	-	-	-	-	-	-	-	-	-	(chiffres non retenus en raison du petit nombre de réponses)		
			1	4	8	38°30'/s	5	10	45°/s	2,5	5	51°/s	2	8	31°/s			
			2	2	8	38°30'/s	2,5	10	45°/s	1,5	7	38°/s	1,25	7	35°/s			
			4	1	8	38°30'/s	1	8	38°/s	0,75	7	35°/s	0,6	8	31°/s			
Passage des réactions positives aux réactions négatives	-	-	1/2	↑	↑	↑	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
			1	8	16	58°/s	10	20	53°30'/s	8	13	62°30'/s	5	15,3	53°30'/s	5,5	18	52°/s
			2	6,5	14	64°30'/s	4,5	18	51°/s	5,5	14,5	55°30'/s	3	13	62°30'/s	2,5	19	52°/s
			4	2	15	58°/s	1,75	14	54°/s	2	15,5	68°/s	1,75	15	58°30'/s	1,25	19	52°/s
Maximum des mouvements généraux négatifs	-	-	1/2	↑	↑	↑	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
			1	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	3,6	20	53°30'/s	9	24,6	68°/s
			2	5	20	53°30'/s	7	28	70°/s	5,5	24	57°30'/s	5	21	54°30'/s	4,5	25	55°30'/s
			4	3	24	57°30'/s	4	24	57°/s	3	25	58°/s	2,75	23	66°30'/s	2,5	26,5	59°30'/s
Cessation des mouvements généraux	15,6	56°/s.	1/2	↑	?	↑	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
			1	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑
			2	7	28	70°30'/s	9	36	74°30'/s	8	33	73°/s	7	29	71°/s	9	33	75°/s
			4	8	32	72°30'/s	4,5	36	74°30'/s	4	33	73°/s	3,75	31,5	72°30'/s	4	36	74°30'/s

Source : MNHN, Paris

L'étude détaillée de nos graphiques montrerait, par de nombreux exemples, que les caractéristiques de la forme de la trajectoire ont bien une action sur les réactions de la Perche.

L'action plus particulière de l'amplitude sur le pourcentage des réponses peut être mise en évidence sur des graphiques. Nous allons d'abord évaluer les pourcentages des réactions en fonction de la vitesse réelle de l'attrape en traçant une courbe représentative différente pour chaque

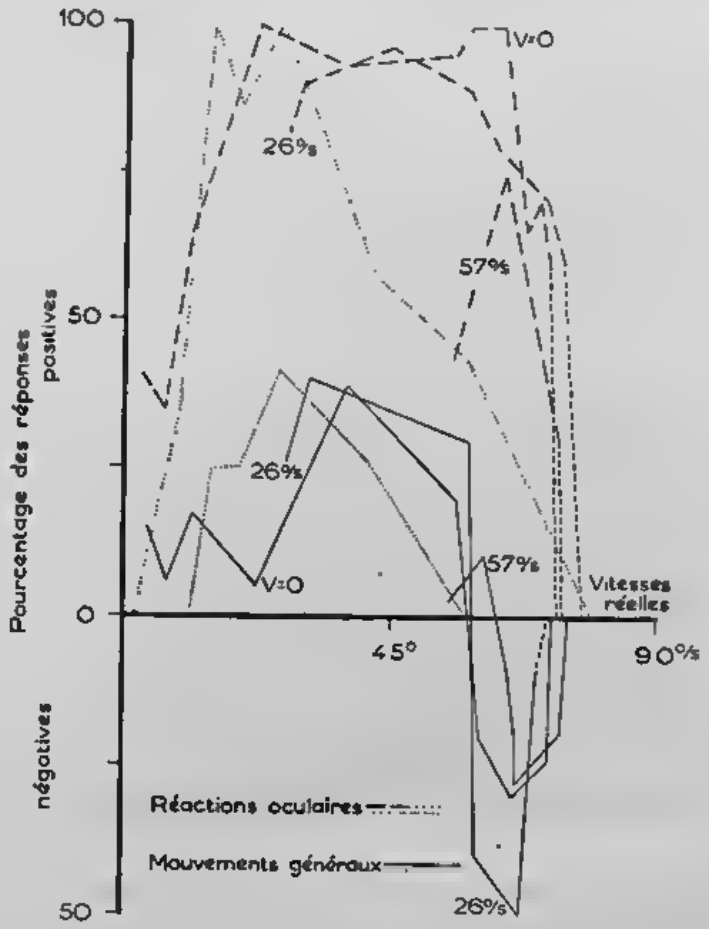


Fig. 12. — Pourcentage des réponses de *Perca* au mouvement sinusoïdal en fonction de la vitesse réelle de l'attrape. En pointillé léger : rappel du graphique de la figure 4.

vitesse de propagation utilisée, et nous comparerons ces courbes (fig. 12) au graphique de notre première étude (fig. 4) pour laquelle nous assimilerons la trajectoire horizontale à une trajectoire sinusoïdale sans amplitude verticale (la vitesse réelle de l'attrape est alors identique à la vitesse de propagation puisque l'amplitude est nulle). En ce qui concerne le cas particulier de la vitesse nulle de propagation (mouvement vertical périodique), on calcule aisément la vitesse moyenne réelle de l'attrape sur sa trajectoire verticale, connaissant toutes les variables de ce mouvement alternatif.

Source : MNHN, Paris

Pour toutes les autres courbes du graphique, nous serons obligés, après avoir dessiné en grandeur réelle les sinusoïdes utilisées dans tous les cas d'expériences, de mesurer au curvimètre la longueur de ces sinusoïdes; nous déduirons alors la vitesse réelle de l'attrape sur sa trajectoire.

Si la forme de la trajectoire était rigoureusement sans influence, que constaterions-nous ? Que chacune des courbes que nous venons d'obtenir est superposable au graphique de la figure 4. Or, ce n'est pas le cas; toutes

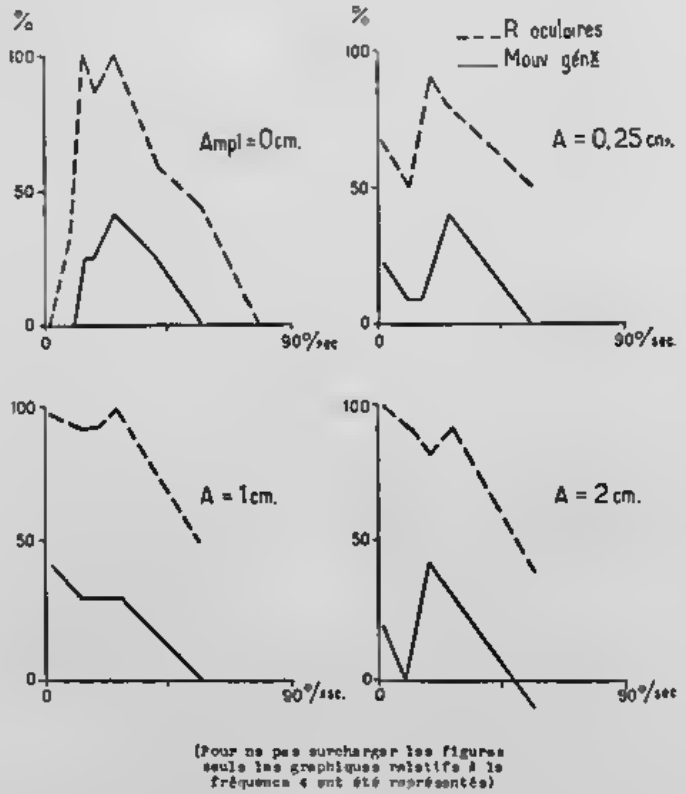


FIG. 13. — Pourcentage des réponses de la Perche au déplacement sinusoïdal de l'attrape en fonction de sa vitesse réelle (graphiques classés par amplitudes).

les courbes qui représentent les variations de pourcentages des réactions au mouvement sinusoïdal sont bien superposables, mais alors que dans le graphique de la figure 4 (mouvement uniforme) la courbe des réactions oculaires décroît rapidement à partir du maximum, l'intérêt du Poisson pour l'attrape demeure plus longtemps soutenu quand il s'agit du mouvement sinusoïdal, et ceci pour n'importe quelle vitesse de propagation, nulle, faible ou grande. On peut donc classer les réactions aux mouvements d'une attrape en deux grandes catégories :

— mouvement uniforme, courbe des réactions oculaires à chute rapide immédiatement après le maximum; pas de réactions de crainte;

— trajectoire sinusoïdale, courbe des réactions oculaires à chute moins rapide; apparition des réactions de crainte.

Source : MNHN, Paris

Nous pouvons ensuite tracer les courbes représentatives des pourcentages des réactions, pour chacune des amplitudes utilisées, en fonction de la vitesse de propagation : un graphique pour l'amplitude zéro (nous retrouvons bien entendu le graphique de la première série d'expériences), un graphique pour l'amplitude 0,25 cm, etc. (fig. 13). Les faits précédents se retrouvent, mais avec plus de précision, car on peut suivre d'un graphique à l'autre, l'influence sur les réponses de l'augmentation de l'amplitude. Nous voyons aussi que les réactions de crainte n'apparaissent (bien entendu toujours avec une sphère de 7 mm de diamètre) qu'avec une amplitude de plus de 1 cm; dans notre première série d'expériences nous avions remarqué que nous n'obtenions jamais de réactions de crainte quelle que soit la vitesse de translation de l'attrape en mouvement uniforme, et nous pouvons maintenant préciser que la rencontre des courbes des pourcentages des mouvements généraux avec l'échelle des vitesses ne correspond pas à une extinction de réactions, mais au début d'une zone d'indifférence; autrement dit, dans le cas d'une translation simple, les réactions en fonction de la vitesse seront positives ou indifférentes, mais elles ne seront jamais négatives (avec une sphère de 7 mm de diamètre).

b) Influence de la vitesse de propagation de l'onde.

Les vitesses modérées de propagation (3 à 5 cm/s) ont un caractère privilégié par rapport aux autres. Avec le mouvement uniforme, elles nous donnaient le maximum de pourcentages de réactions oculaires (jusqu'à 100 % de réponses) et le maximum de mouvements généraux, avec de fréquentes poursuites. Avec les trajectoires sinusoïdales, nous constatons qu'il en est de même : c'est avec ces vitesses modérées de propagation que nous avons les plus forts pourcentages de réactions oculaires, d'intenses mouvements du corps allant souvent, suivant les caractéristiques de la trajectoire, jusqu'aux attaques ou au contraire jusqu'à la fuite.

Par contre les pourcentages obtenus avec les grandes vitesses de propagation sont toujours faibles, qu'il s'agisse de réactions positives ou de réactions négatives, ce qui n'a rien d'étonnant car, quelles que soient les caractéristiques de la trajectoire, l'objet en mouvement disparaît rapidement du champ visuel du Poisson.

CONCLUSION

La Perche de 2 étés perçoit le mouvement sinusoïdal d'une attrape sphérique, à condition que sa vitesse réelle de translation soit comprise dans certaines limites : si cette vitesse est trop faible le sujet est indifférent, si elle est trop élevée il ne voit plus passer l'attrape.

La vitesse réelle de l'attrape a une action prépondérante sur les réactions de l'animal. Néanmoins il existe une action secondaire de l'amplitude, de la fréquence et de la vitesse de propagation de l'onde.

Source : MNHN, Paris

RÉSUMÉ DU CHAPITRE III

La Perche de 2 étés réagit au mouvement sinusoïdal d'une attrape sphérique blanche de 7 mm de diamètre par des mouvements des globes oculaires et des mouvements d'ensemble du corps.

Si l'on fait varier la fréquence (de 1/2 à 4) et l'amplitude (de 0,25 à 10 cm) de la trajectoire sinusoïdale, pour chaque cas de vitesse de propagation de l'onde utilisée (0; 2,02; 3,29; 4,83 et 15,43 cm/s), on constate les faits principaux suivants :

1° Il existe pour chaque fréquence un pourcentage de réactions en fonction de l'amplitude, représenté par une courbe rappelant une parabole pour les réactions oculaires et une courbe d'allure sinusoïdale pour les mouvements généraux, l'une des alternances correspondant à des réactions positives, l'autre à des réactions de crainte;

2° Les réactions sont essentiellement fonction de la vitesse réelle de l'attrape sur sa trajectoire, ceci indépendamment de la longueur d'onde, de la fréquence et de l'amplitude de la sinusoïde;

3° Si l'on examine en détail les résultats quantitatifs il faut remarquer qu'il existe une certaine influence de l'amplitude et de la fréquence, les pourcentages des réactions étant plus ou moins importants, pour une même vitesse réelle, suivant la valeur de l'amplitude ou de la fréquence.

De plus, les réactions de crainte n'apparaissent qu'avec les amplitudes d'au moins 1 cm. Pour les amplitudes nulles ou petites, il n'existe que des mouvements généraux positifs ou bien de l'indifférence.

4° Il y a aussi une action non négligeable de la vitesse de propagation de l'onde : les pourcentages des réponses sont élevés aux vitesses modérées de propagation alors qu'ils sont nettement moins importants aux grandes vitesses.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE IV

ÉTUDE DES RÉACTIONS DE LA PERCHE AU MOUVEMENT PÉRIODIQUE DE L'ATTRAPE

2° DÉPLACEMENT HORIZONTAL SACCADÉ

INTRODUCTION. BUT. APPAREILLAGE

Nous avons étudié précédemment les réactions de la Perche au déplacement d'une attrape sphérique dont la trajectoire était de trois types : horizontale (mouvement uniforme), verticale (mouvement alternatif) et sinusoïdale. D'après nos observations nous avions conclu que la forme de la trajectoire a très peu d'importance sur les réactions de la Perche. Le facteur essentiel qui détermine ces réactions est la vitesse réelle de l'attrape. Cependant plusieurs pêcheurs qui pratiquent la pêche au lancer ont attiré notre attention sur le fait que les Poissons voraces sont fortement attirés par les déplacements saccadés du leurre : d'après ces observations ce serait non pas la vitesse du mobile mais ses accélérations répétées qui déclencheraient les réactions des Poissons.

Dans quelle mesure cette affirmation est-elle exacte en ce qui concerne la perception exclusivement visuelle du mouvement ? Le but essentiel des présentes recherches est de répondre à cette question.

Notre appareil d'expériences a été modifié en conséquence. Au point de vue purement mécanique il n'est guère facile de transformer un mouvement de rotation régulier en mouvement saccadé, surtout s'il est indispensable que les saccades soient régulières et réglables en récurrence et en amplitude. Pour réaliser ce dispositif nous nous sommes servis d'une partie du mécanisme installé pour l'obtention des trajectoires sinusoïdales (voir pl. V).

Outre le disque d'aluminium solidaire de l'essieu lent du moteur, nous avons conservé la roue caoutchoutée entraînée perpendiculairement par le disque. D'un petit bras de manivelle, part non plus un fil de nylon trop élastique, mais un câble d'acier très mince (3/10 de mm) et très souple. Ce câble se termine dans la région supérieure et axiale de la cuve où il tire

BIBL. DU MUSEUM D'H. N. Y
Source : MNHN, Paris

périodiquement un sabot de frein qu'un petit ressort de rappel tient appuyé sur un tambour fixé à l'axe vertical solidaire du bras tournant. Le flector, qui unissait l'axe vertical inférieur, entraîné par le moteur, à l'axe vertical supérieur porteur du bras tournant, est remplacé par un ressort à boudin de souplesse moyenne. Ainsi le bras tournant peut rester stoppé un certain temps et prendre un retard maximum de 60° par rapport à l'axe vertical inférieur qui continue sa rotation régulière. La vitesse moyenne de l'attrape calculée d'après les indications du chronomètre à déclenchement automatique, est fonction de la vitesse régulière de rotation de cet axe inférieur.

Ainsi, périodiquement, le frein immobilise le bras tournant. Pendant ce temps l'axe inférieur continue sa course et le ressort à boudin se tend. A la demi-période suivante, le frein, tiré par le câble, se desserre et le bras rattrape son retard d'un bond, grâce à la détente du ressort à boudin. Il s'ensuit que l'attrape exécute une série de sauts réguliers dans le sens de la trajectoire horizontale (voir pl. VI). La fréquence de ces sauts est fonction bien entendu de la vitesse de rotation de la roue caoutchoutée. Leur amplitude, ou longueur des sauts horizontaux, dépend à la fois de la fréquence et de la vitesse de translation moyenne de l'ensemble, d'après la formule :

Vitesse moyenne = longueur du saut × fréquence.

Notre appareillage permet l'utilisation de toutes les fréquences entre 1/2 et 4 p. s. et de nombreuses amplitudes horizontales de 4 mm à 30 cm.

Quelle est la vitesse réelle de l'attrape pendant les sauts ? L'observation minutieuse du mécanisme, à vitesse réduite, nous a montré que, lorsque le bras de manivelle tourne, il y a freinage complet durant un demi-tour de la roue caoutchoutée, et libération du frein durant l'autre demi-tour. Autrement dit, au cours d'une période, 50 % du temps est employé au déplacement de l'attrape. Si l'on néglige les variations de vitesse pendant les sauts, on déduit que la vitesse réelle de l'attrape entre deux arrêts est le double de sa vitesse moyenne (celle qui nous est indiquée par le chronomètre automatique).

MATÉRIEL BIOLOGIQUE

Il est constitué d'une population de 10 Perches âgées de 2 étés environ. Elles sont prises isolément pour ces expériences après un jeûne moyen de 5 jours. La Perche est introduite dans la cuve 15 à 20 minutes avant le début des mesures.

COMPORTEMENT DES PERCHES AU COURS DES EXPÉRIENCES

Au cours des chapitres précédents nous avons vu que si l'attrape se déplace de façon ininterrompue (trajectoire horizontale, verticale ou sinusoïdale), les réactions oculaires observables se font par un changement

Source : MNHN, Paris

d'orientation des yeux, assez régulier, en direction de l'attrape qui tend à échapper au champ visuel du Poisson. Dans le cas du mouvement saccadé et aux basses fréquences (1/2 et 1/s), cet ajustement se fait dans presque tous les cas au rythme exact des saccades : si en 10 secondes il y a 10 saccades, il y a également 10 changements d'orientation des yeux. Mais pour les fréquences plus élevées, la fréquence 4 notamment, les réactions oculaires ont le même aspect que dans toutes les expériences précédentes.

Il semble d'autre part que les mouvements de la bouche soient plus nombreux avec ce type de trajectoire que dans les cas précédents. Ce fait est signalé sous toutes réserves, étant donné, ainsi que nous avons déjà eu l'occasion de le dire, la difficulté d'admettre que les mouvements de la bouche soient dûs au passage de l'attrape.

CONDUITE DES EXPÉRIENCES

Le modèle d'attrape est encore une sphère blanche de 7 mm de diamètre. Dans ces expériences, comme dans le cas des trajectoires sinusoïdales, nous n'avons tenu compte que des réactions oculaires et des mouvements généraux.

Nous avons utilisé 4 vitesses différentes de translations : 1,6 cm/s (= 9°/s); 2,5 cm/s (= 14°30'/s); 5 cm/s (= 26°/s); 15 cm/s (= 57°/s).

A chacune de ces vitesses correspondent 4 types de trajectoires déterminées par la fréquence des saccades : une en 2 secondes, 1/s, 2/s et 4/s. Les longueurs des sauts sont les suivants pour chaque vitesse :

	(ν 1/2)	(ν 1)	(ν 2)	(ν 4)
V = 1,6 cm/s, long. du saut =	3,2	1,6	0,8	0,4 cm
V = 2,5 cm/s, long. du saut =	5	2,5	1,25	0,6 cm
V = 5 cm/s, long. du saut =	10	5	2,5	1,25 cm
V = 15 cm/s, long. du saut =	30	15	7,5	3,75 cm

RÉSULTATS ET ANALYSES DES GRAPHIQUES

Si l'on établit le pourcentage des réactions oculaires et des mouvements généraux en fonction des fréquences, pour une vitesse déterminée de translation de l'attrape, on se rend compte que les variations des pourcentages sont faibles. Autrement dit, pour une vitesse moyenne de translation, la forme de la trajectoire — caractérisée par des sauts plus ou moins longs — est sans grande influence sur le pourcentage des réactions.

Mais si l'on examine le pourcentage des réactions en fonction de la vitesse moyenne de déplacement de l'attrape, on s'aperçoit que de grandes variations interviennent : il y a peu de réactions pour les vitesses faibles et élevées, il y en a beaucoup pour les vitesses modérées. Nous constatons une

Source : MNHN, Paris

fois de plus que c'est le facteur vitesse qui a le plus d'importance dans le déclenchement des réactions. Aussi est-il intéressant de comparer les résultats de ces nouvelles expériences avec ceux de nos premières observations. (trajectoire horizontale, mouvement uniforme).

Fréquences					V/2	V 1	V 2	V 4
V		2V		Réact				
cm/s	d°/s	cm/s	d°/s					
1,5	9°	3	17	r. oc	75	70	60	65
				m. gx	15	15	5	25
2,5	14°30	5	27°	r. oc	90	95	90	90
				m. gx	30	40	35	25
4,8	26°	9,6	44°	r. oc	80	70	80	80
				m. gx	10	-5	0	5
15,5	57°	31,6	73°	r. oc	60	55	45	55
				m. gx	-45	-30	-25	-30

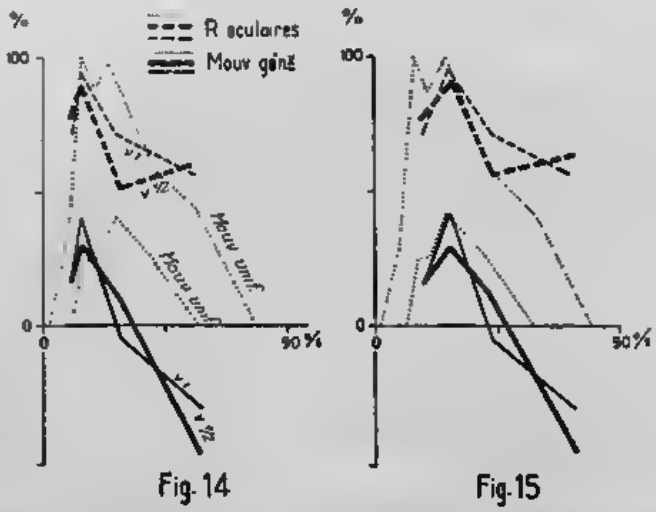


Fig. 14 Fig. 15

Trajectoire horizontale, mouvement saccadé. Pourcentage des réponses de *Perca* en fonction de la vitesse de l'attrape (sur le tableau, V = vitesse moyenne, 2 V = vitesse réelle). 10 sujets, 5 mesures par sujet.

Fig. 14. — Pourcentage des réponses en fonction de la vitesse moyenne de l'attrape.

Fig. 15. — Pourcentage des réponses en fonction de la vitesse réelle de l'attrape.

Sur la figure 14, nous avons superposé, notre tout premier graphique et celui qui rend compte dans les présentes expériences des pourcentages des réactions en fonction de la vitesse moyenne de translation de l'attrape et pour les fréquences 1/2 et 1. On constate qu'il n'y a pas coïncidence, mais un décalage assez sensible entre les deux séries de courbes. Sur la

Source : MNHN, Paris

figure 15 nous avons superposé au tout premier graphique celui qui rend compte des pourcentages des réactions en fonction de la vitesse *réelle* de l'attrape pendant les sauts (qui est, comme nous le disions plus haut, le double de sa vitesse moyenne de translation). Et cette fois nous pouvons constater une certaine correspondance entre les deux séries de courbes. Ceci se vérifie aux fréquences basses, mais aux fréquences élevées (fréquence 4 notamment) la correspondance ne s'établit plus de la même façon; elle s'établirait en tenant compte des vitesses moyennes plutôt que des vitesses réelles. Bien que les variations des pourcentages soient trop faibles pour que nous puissions affirmer ce fait, le phénomène mérite d'être expliqué: à mesure que la fréquence augmente, les sauts deviennent de plus en plus serrés, et la trajectoire tend à prendre un aspect uniforme; pour le Poisson dont la perception du mouvement correspond à une amplitude liminaire assez élevée (1 cm environ, voir chap. II), il doit se produire une sorte de fusionnement, dès que l'amplitude des sauts de l'attrape devient très petite, par suite de l'augmentation de la fréquence.

CONCLUSION

La Perche de 2 étés perçoit le mouvement saccadé d'une attrape sphérique de 7 mm de diamètre. Comme dans toutes les expériences réalisées jusqu'ici, ses réactions sont essentiellement fonction de la vitesse réelle de l'attrape sur sa trajectoire, vitesse concernant le déplacement de l'attrape pendant les sauts. Dans les conditions où nous avons opéré, cette vitesse réelle est environ le double de la vitesse moyenne de translation de l'attrape, compte tenu des arrêts.

Les différentes formes de trajectoires utilisées (déterminées par la fréquence des sauts) n'ont pas d'action sensible sur les réponses, sauf dans les cas des fréquences élevées où les Poissons réagissent comme s'il s'agissait de trajectoires à mouvement uniforme.

Contrairement aux affirmations des pêcheurs au lancer, les trajectoires à mouvement saccadé ne sont pas plus stimulantes que les autres, dans les conditions où nous expérimentons, c'est-à-dire où seule la perception visuelle du mouvement intervient. Ceci semble prouver que la perception visuelle du mouvement chez la Perche, d'importance non négligeable il est vrai, est loin d'être le seul facteur qui détermine, chez ces Poissons, des réactions de poursuite d'une proie mobile. Quelques expériences de contrôle nous permettront de faire la part des différents facteurs qui interviennent dans le déclenchement des réactions de la Perche au mouvement des objets.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE V

ÉTUDE DES RÉACTIONS DE LA PERCHE AU MOUVEMENT PÉRIODIQUE DE L'ATTRAPE

3° DÉPLACEMENT EN NAGE DE DAPHNIE

On sait que les Daphnies ou Puces d'eau, petits Crustacés Cladocères, sont fréquemment capturées par les Poissons. La Daphnie se déplace en nageant à l'aide de ses antennes qui lui tiennent lieu de rames. Cette nage se fait en deux temps : au premier temps un coup d'antennes-rames projette obliquement la Daphnie en avant et vers le haut, en un saut brusque, à peu près rectiligne. Au deuxième temps, les antennes ont un rôle passif et fonctionnent comme parachute, la Daphnie redescend verticalement. L'amplitude habituelle des sauts est de 1 ou 2 mm, leur fréquence de 1 ou 2 sauts par seconde.

Cette forme de trajectoire au dessin en dents de scie d'aspect assez complexe, est en réalité très facile à réaliser avec notre appareillage. Il suffit en effet, pour l'obtenir, de combiner le mouvement sinusoïdal et le mouvement saccadé, en réglant l'appareil de telle façon que la phase « freinage » du bras tournant (mouvement saccadé) et la phase « descente » de l'attrape (mouvement sinusoïdal) coïncident exactement.

Le mouvement se décompose ainsi : 1° freinage : nous assistons à la descente de l'attrape, à vitesse assez faible, vitesse qui est fonction à la fois de l'amplitude de la sinusoïde et de la fréquence; 2° déblocage : grâce au ressort à boudin, il y a un saut brusque de l'attrape dans le sens de rotation du bras tournant, et vers le haut puisqu'à ce moment (phase ascendante de la sinusoïde) l'attrape remonte (voir photographie, pl. VI).

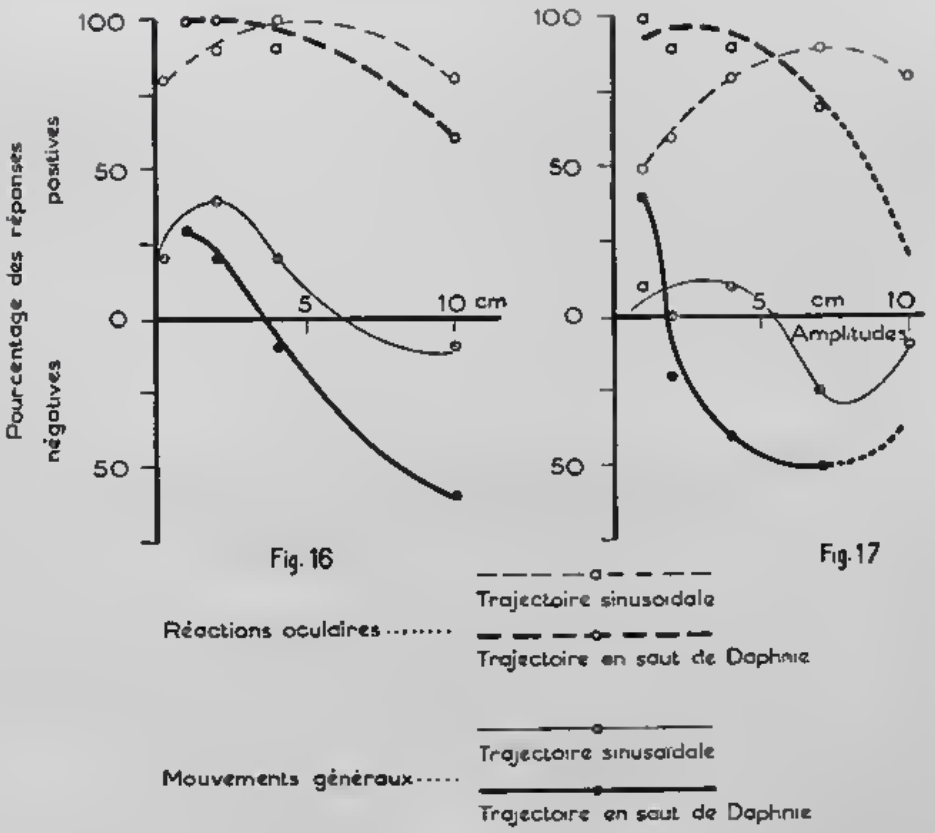
CONDUITE DES EXPÉRIENCES

Nous utilisons encore notre sphère de 7 mm de diamètre. Deux fréquences, 1 et 2 sauts par seconde, sont employées. Avec la fréquence 1 la

Source : MNHN, Paris

1° V = 5 ; V = 1		
A = 1	r. oc	100
	m. gx	30
A = 2	r. oc	100
	m. gx	20
A = 4	r. oc	80
	m. gx	-10
A =10	r. oc	60
	m. gx	-60

2° V = 2 ; V = 2		
A = 1	r. oc	100
	m. gx	40
A = 2	r. oc	90
	m. gx	-20
A = 4	r. oc	90
	m. gx	-40
A = 7	r. oc	70
	m. gx	-30



Mouvement en « nage de Daphnie ». Pourcentage des réponses de la Perche en fonction de l'amplitude verticale des sauts dans deux conditions différentes. 5 sujets, 5 mesures par sujet.

Fig. 16. — Vitesse de propagation = 5 cm./s., fréquence = 1.

Fig. 17. — Vitesse de propagation = 2 cm./s., fréquence = 2.

Source : MNHN, Paris

vitesse de propagation est de 5 cm/s (26°/s) et les amplitudes, en hauteur, des sauts sont de : 1, 2, 4 et 10 cm. Avec la fréquence 2, la vitesse de propagation est de 2 cm/s (11°30'/s) et les amplitudes de : 1, 2, 4 et 7 cm. A cette fréquence les « dents de scie » sont moins allongées sur la trajectoire qu'à la fréquence 1.

Avec la fréquence 2, nous obtenons 100 % de réactions oculaires dès l'amplitude 1 cm, et 40 % de mouvements généraux positifs. Si l'on augmente l'amplitude, les réactions oculaires diminuent ainsi que les mouvements généraux, et ceux-ci prennent une valeur négative de plus en plus marquée : jusqu'à 50 % de réactions de crainte avec une amplitude de 7 centimètre.

Il est intéressant de comparer les résultats de ces expériences avec les résultats relatifs aux trajectoires sinusoïdales, en choisissant, dans les deux cas, des trajectoires ayant des caractéristiques très voisines ($V = 5$; $\nu = 1$ et $V = 2$; $\nu = 2$). (Voir fig. 16 et 17).

Si nous superposons les courbes des résultats obtenus dans ces deux cas, nous remarquons la ressemblance de ces deux séries de courbes. Cependant, d'une part les réactions oculaires commencent par des amplitudes plus faibles avec la trajectoire en nage de Daphnie qu'avec la trajectoire sinusoïdale, et, d'autre part, les mouvements du corps sont plus accentués, aussi bien dans le sens positif que dans le sens négatif, quand il s'agit de la trajectoire en nage de Daphnie. Autrement dit, ce type de trajectoire est particulièrement stimulant.

***

Si nous comparons notre trajectoire en dents de scie aux sauts d'une Puce d'eau, on peut objecter que l'attrape employée (d'un diamètre de 7 mm) est beaucoup plus volumineuse qu'une Daphnie véritable. Il nous a paru nécessaire de faire quelques expériences avec une attrape plus petite.

Avec une attrape de 2 mm : 1° nous n'obtenons pas beaucoup plus de réactions positives qu'avec une attrape de 7 mm; 2° les réactions obtenues avec cette petite attrape sont considérablement plus importantes dans le cas d'une trajectoire en saut de Daphnie que dans celui d'une trajectoire sinusoïdale de caractéristiques semblables ($V = 2$; $\nu = 2$; $A = 1$) comme le montrent les résultats suivants :

	Pourcentage des réactions oculaires	Pourcentage des mouvements généraux
Trajectoire sinusoïdale (attrape de 2 mm de diam.).	20 %	10 %
Trajectoire en sauts de Daphnie (attrape de 2 mm).	100 %	50 %
Trajectoire en sauts de Daphnie (attrape de 7 mm).	100 %	40 %

Source : MNHN, Paris

CONCLUSION

La Perche est particulièrement sensible au déplacement d'une attrape selon une trajectoire saccadée en dents de scie. Même avec de faibles amplitudes verticales, nous observons très vite 100 % de réactions oculaires. Les mouvements du corps sont fortement positifs, mais en revanche on observe de fortes réactions négatives dès que l'amplitude atteint une certaine valeur.

Avec une attrape dont les dimensions sont voisines de celles d'une Daphnie (2 mm) les réactions positives ne sont pas nettement plus nombreuses que celles que l'on obtient avec une attrape de 7 millimètres.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE VI

DIMENSION, FORME ET COULEUR DE L'ATTRAPE. INFLUENCE DU FOND

1° ACTION DU DIAMÈTRE DE L'ATTRAPE SPHÉRIQUE

Jusqu'à présent nos expériences systématiques sur la perception visuelle du mouvement chez la Perche ont été réalisées avec une attrape sphérique de 7 mm de diamètre (diamètre angulaire : 4° au moment du passage de l'attrape devant les yeux du Poisson situé à 10 centimètres).

Nous allons étudier les variations des réactions des Perches au mouvement sinusoïdal d'attrapes sphériques de diamètres compris entre 2 mm et 3 cm, en fonction de cette dimension et dans diverses conditions : celles qui déclenchent surtout des réactions positives, celles qui déclenchent surtout des réactions de crainte, enfin celles qui laissent le Poisson indifférent.

Nous avons taillé au rasoir et poli au papier abrasif 6 sphères de diamètres différents dans du « liège synthétique ». Les six diamètres ont été 2 mm, 4 mm, 7 mm, 12 mm, 20 mm et 30 mm; c'est-à-dire : 1°; 2°30′; 4°; 7°; 11°30′ et 17° en diamètre apparent (pl. VII).

RÉSULTATS

1° *Conditions de l'expérience (fortes réactions positives avec une sphère de 7 mm dans le cas du mouvement sinusoïdal) : Vitesse de propagation de l'onde* : 26°/*s; fréquence* : 1; *amplitude totale de la sinusoïde* : 2 *cm; vitesse réelle de l'attrape* 31°/*s* (fig. 18).

Réactions oculaires

Avec un diamètre apparent de 1° il n'y a que 20 % de réponses mais on constate une brusque montée à 85 % quand la sphère a un diamètre apparent compris entre 2°30′ et 4°. A mesure que le diamètre de la sphère

Source : MNHN, Paris

∅	1°	2°30'	4°	7°	11°30'	17°
Réactions						
réactions oc	20	85	80	85	95	85
mouv. génx.	10	20	40	-30	-40	-60
translations	0	5	15	-15	-15	-20

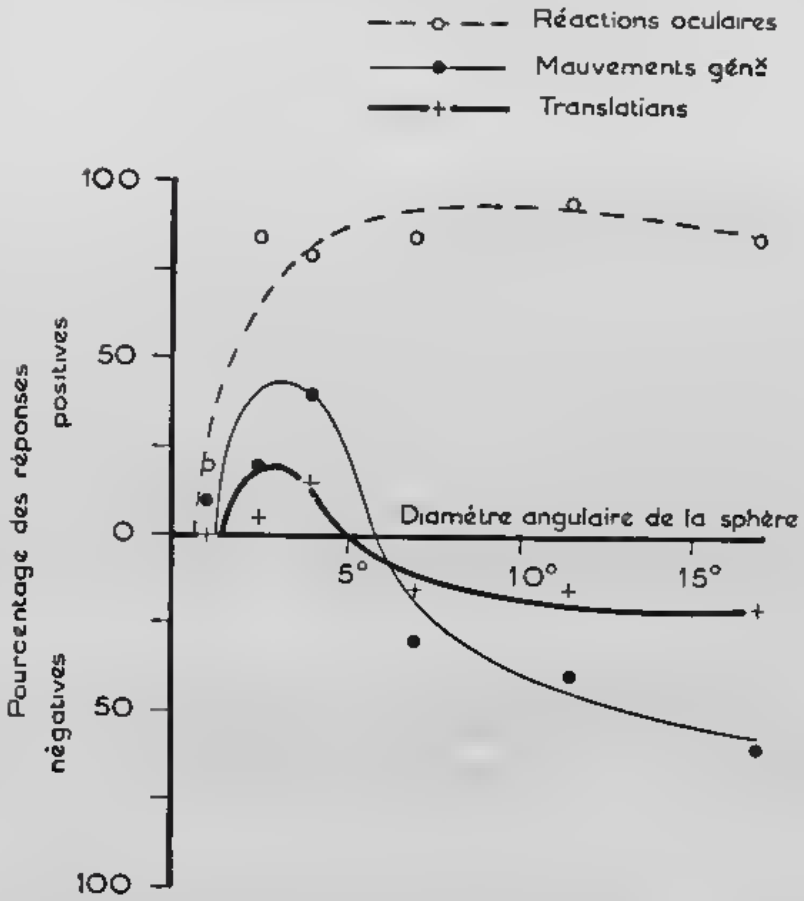


Fig. 18. — Action du diamètre de l'attrape (conditions de l'expérience : fortes réactions positives avec une sphère de 7 mm. dans le cas du mouvement sinusoïdal). Pourcentage des réponses en fonction du diamètre angulaire de la sphère. 10 sujets, 5 mesures par sujet.

croît, les réactions oculaires sont de plus en plus nombreuses. Cependant lorsque ce diamètre devient considérable, on constate que certains Poissons, au lieu de faire une poursuite oculaire réelle, dirigent une ou deux fois leur regard vers l'attrape, et fuient aussitôt, d'où une légère chute de la courbe.

Mouvements généraux

Ils sont tout de suite positifs avec les petits diamètres mais très faiblement, et atteignent le maximum (40 %) pour une sphère de diamètre

Source : MNHN, Paris

compris entre 2°30′ et 4° : la sphère choisie arbitrairement au début de nos expériences (4°) était donc d'un diamètre favorable, mais un peu trop grand. Ensuite il y a une chute rapide, équilibre entre les réactions positives et les réactions de crainte, pour un diamètre théorique de 6° (à ce moment les mouvements généraux du corps sont absents ou peu marqués, tantôt faiblement positifs, tantôt faiblement négatifs). Si le diamètre de la sphère croît toujours, les réactions de crainte deviennent très nettes et elles croissent peu à peu, à mesure que le diamètre augmente.

Mouvements de translation de l'animal

Les réactions de poursuite et de fuite se traduisent par des courbes qui ressemblent à celles décrites ci-dessus mais leur pourcentages sont moins importants. Le maximum se situe comme précédemment entre 2°30′ et 4°; avec des diamètres plus élevés de la sphère les poursuites se font rares, et au-dessus de 7° il y a augmentation régulière mais lente des réactions de fuite. Il est intéressant de préciser comment ces réactions de crainte se présentent dans la cuve d'expériences. Deux cas peuvent se présenter. Ou bien l'animal nage dans le sens du déplacement de l'attrape et on le voit alors tenter de ne pas se laisser rattraper par elle; s'il n'y parvient pas, il s'arrête brusquement en se collant à la paroi de tôle de la cuve, parfois aussi il fait brusquement volte-face et fuit rapidement. Ou bien le poisson nage en sens inverse : il peut alors se blottir contre la paroi (et son corps tremble intensément) ou encore faire volte-face et s'enfuir (voir pl. VIII).

2° *Conditions de l'expérience (fortes réactions négatives avec une sphère de 7 mm dans le cas du mouvement sinusoïdal) : Vitesse de propagation de l'onde :* 26°/*s; fréquence :* 2; *amplitude :* 4 cm; *vitesse réelle de l'attrape :* 60°/*s* (fig. 19).

Réactions oculaires

La courbe ressemble à celle décrite ci-dessus, mais les réactions commencent avec des attrapes plus petites : il y a déjà 45 % de réponses avec un diamètre de 1°. Le maximum est atteint avec une sphère de 11°30′ de diamètre apparent (90 % de réponses).

Mouvements généraux

Ces réactions étaient fortement négatives avec une sphère d'un diamètre de 7 mm (= 4°) : 40 %. Les réactions de crainte ne feront que s'accentuer avec la croissance du diamètre (75 % de réactions négatives avec un diamètre de 17°). Cependant les réactions négatives diminuent

Source : MNHN, Paris

en valeur absolue pour les diamètres inférieurs à 4°, (et même, les mouvements de translation deviennent faiblement positifs : 5 % entre 1° et

⌀	1°	2°30'	4°	7°	11°30'	17°
Réactions						
réactions oc	45	75	85	80	90	75
mouv. génx.	-5	0	-40	-60	-70	-75
translations	5	0	-20	-20	-30	-45

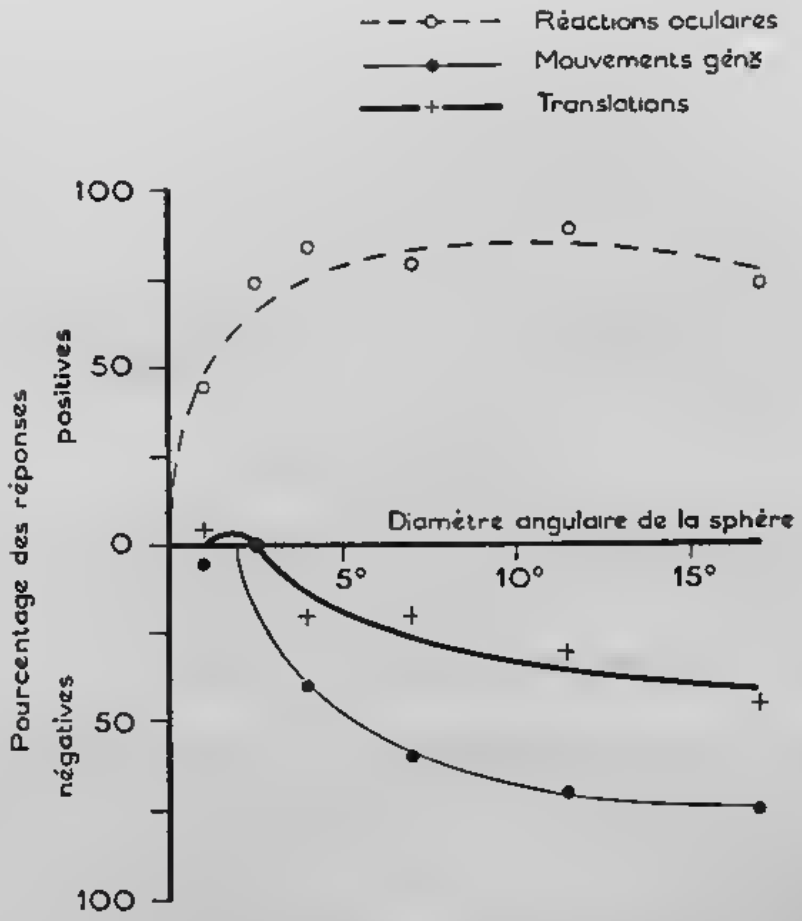


FIG. 19. — Action du diamètre de l'attrape (conditions de l'expérience : fortes réactions négatives avec une sphère de 7 mm. dans le cas du mouvement sinusoïdal). Pourcentage des réponses en fonction du diamètre angulaire de la sphère. 10 sujets, 5 mesures par sujet.

2°30'). Il y a donc compensation entre deux facteurs : caractères de la trajectoire susceptibles de provoquer des réactions de crainte, et diamètre de l'attrape.

Source : MNHN, Paris

Mouvements de translation du poisson

La courbe a le même caractère que celle décrite ci-dessus, mais elle traduit des pourcentages plus faibles. Nous obtenons une faible manifestation de la tendance à la poursuite (5 %) si la sphère est assez petite (diamètre : 1°).

3° *Conditions de l'expérience réactions peu nombreuses avec une sphère de 7 mm dans le cas du mouvement sinusoïdal) : Vitesse de propagation de l'onde* 57°/*s ; fréquence :* 4 *; amplitude :* 1 *cm ; vitesse réelle de l'attrape :* 62°/*s* (fig. 20).

A cette vitesse élevée de propagation de l'onde les réactions (même les réactions oculaires) sont faibles ; avant que le Poisson réagisse franchement, le mobile a disparu de son champ visuel. Ceci s'observait notamment (voir chap. III) avec la fréquence 4 où il n'y avait de réactions oculaires que chez la moitié des sujets. C'est la fréquence 4 que nous avons retenue pour les expériences actuelles. Quelle amplitude choisir? Nous avons décidé de prendre 1 cm, soit l'amplitude qui dans ces conditions défavorables provoque tout de même le plus grand pourcentage possible de réactions oculaires, car les réponses de l'animal ne peuvent être retenues que dans la mesure où la perception du mouvement est suffisamment nette.

Réactions oculaires

Elles ne croissent plus beaucoup au delà d'un diamètre de 4° et le maximum est atteint avec un diamètre de 11°30′ (60 % de réponses).

Mouvements généraux et fuites

Il n'y a jamais de poursuites; tout au plus peut-on admettre que la tendance à la poursuite se manifesterait en extrapolant la courbe, pour les très petits diamètres de la sphère (inférieurs à 1°). Ces réactions sont donc nulles ou faiblement négatives et, à partir de 7°, la croissance du diamètre de l'attrape est sans grande influence sur les réactions de fuite.

CONCLUSIONS

1° Si nous comparons les trois graphiques nous constatons qu'ils se ressemblent et que seules varient les proportions des divers secteurs de courbes.

Il y a donc compensation entre la forme de la trajectoire et la dimension de l'attrape ; avec une sphère de 7 mm nous obtenions de fortes réac-

Source : MNHN, Paris

∅	1°	2°30'	4°	7°	11°30'	17°
Réactions						
réactions oc	25	45	55	50	60	60
mouv. génx.	5	-25	-30	-40	-45	-50
translations	0	-10	-10	-10	-15	-15

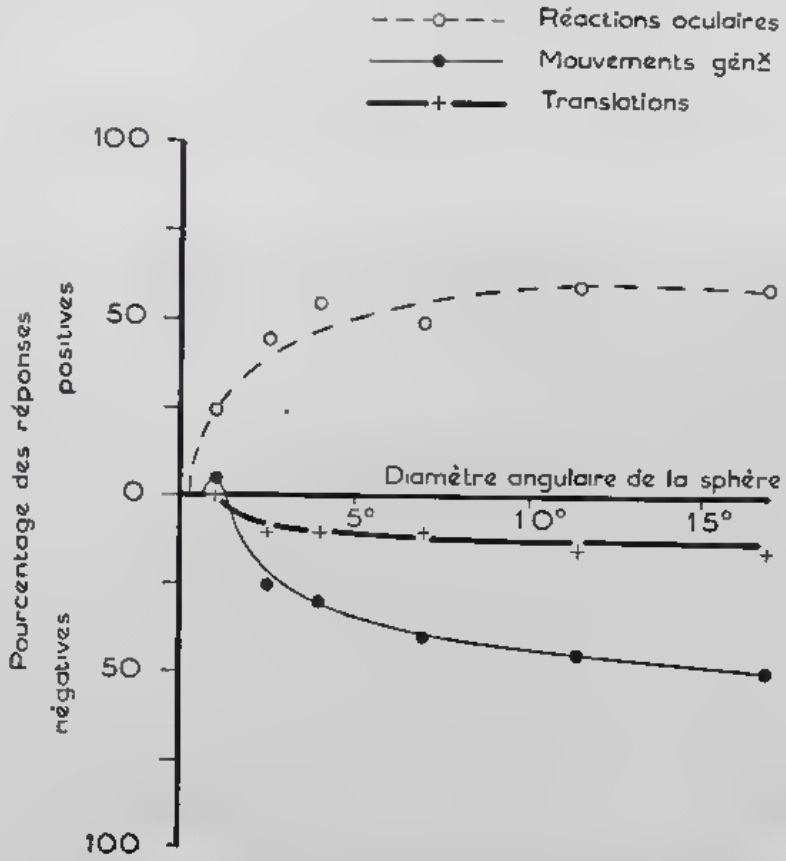


Fig. 20. — Action du diamètre de l'attrape (conditions de l'expérience : réactions peu nombreuses avec une sphère de 7 mm. dans le cas du mouvement sinusoïdal). Pourcentage des réponses en fonction du diamètre angulaire de la sphère. 10 sujets, 5 mesures par sujet.

tions positives pour certaines caractéristiques de la trajectoire, et ces caractéristiques restant inchangées nous pouvons obtenir des réactions de crainte intense en augmentant le diamètre de l'attrape. Avec une sphère de 7 mm, d'autres caractéristiques de la trajectoire étaient favorables à des réactions de crainte, mais nous pouvons avoir des réactions positives si nous diminuons le diamètre de la sphère. Même dans le cas où la vitesse de l'attrape est telle que les réactions sont peu nombreuses, nous retrouvons ce schéma : passage des réactions positives aux réactions négatives avec la croissance du diamètre de l'attrape; seulement dans les cas

Source : MNHN, Paris

des vitesses élevées les réactions ne deviendront jamais intenses : l'attrape disparaît trop vite du champ visuel, et l'augmentation de son diamètre n'améliore pas sensiblement la perception du mouvement.

2° Les réactions positives, et les poursuites à plus forte raison, sont toujours rares par rapport aux réactions de crainte.

3° Les conditions favorables au déclenchement des poursuites dépendent à la fois de la vitesse réelle de la trajectoire et de la grosseur du mobile, et ont par conséquent des limites assez étroites.

2° ACTION DE LA FORME DE L'ATTRAPE

Il est bien connu que les pêcheurs au lancer utilisent comme attrapes des imitations de petits animaux : poissons métalliques, vers en caoutchouc, etc. Nous nous sommes demandé si la Perche présente des différences de sensibilité aux mouvements d'objets dont les contours sont plus ou moins compliqués.

Nous avons utilisé pour cela des attrapes de forme sphérique cubique et tétraédrique. Afin d'expérimenter avec une attrape plus anguleuse, nous avons réalisé une attrape représentant les axes d'un tétraèdre régulier ressemblant un peu à une larve *Pluteus* d'Oursin (voir pl. VII).

Il était nécessaire de présenter de façon homogène les résultats obtenus. Pour que cela soit possible, toutes nos attrapes avaient la même surface apparente, et c'est en fonction de la longueur du contour apparent de l'attrape (qui bien entendu croît à mesure que se complique celle-ci) que nous avons établi le pourcentage des réponses. Dans ces conditions les attrapes, confectionnées à partir de liège blanc synthétique, avaient les dimensions suivantes : sphère, diamètre de 12 mm; cube, arête de 10,5 mm; tétraèdre, arête de 16 mm; axe du tétraèdre (du centre au sommet), 12,5 mm.

Ces expériences réalisées avec des attrapes géométriques ont été complétées par quelques essais avec des leurres de pêche : poissons métalliques, ver de terre en caoutchouc, grillon en matière plastique.

Nous avons expérimenté sur une série de 10 Perches, âgées de 3 étés, prises isolément pour ces mesures.

Deux formes de trajectoires ont été utilisées : d'une part une trajectoire horizontale à mouvement uniforme, avec vitesse de translation de l'attrape de 5 cm/s, soit 26°/s en vitesse angulaire, et, d'autre part, une trajectoire sinusoïdale, avec une vitesse de propagation de l'onde de 5 cm/s, une fréquence de 1 et une amplitude de 2 centimètres.

Nos résultats mettent en évidence les pourcentages des réactions obtenues en fonction de la longueur du contour de l'attrape utilisée. Il suffit de jeter un coup d'œil sur le tableau ci-après pour se rendre compte que ces variations sont dans l'ensemble assez peu importantes. Il faut faire une exception en ce qui concerne les mouvements généraux quand la trajectoire est sinusoïdale.

Source : MNHN, Paris

Les réactions oculaires ne présentent pas de variations continues dans leur pourcentage, aussi bien dans le cas du mouvement uniforme que dans celui de la trajectoire sinusoïdale. Par contre les mouvements généraux croissent légèrement, à mesure que se complique le contour de l'attrape avec la trajectoire horizontale à mouvement uniforme, et ces pourcentages croissent de façon assez importante quand il s'agit de la trajectoire sinusoïdale. Le tableau suivant résume ces faits :

Réactions	Réactions oculaires		Mouvements généraux	
Trajectoire	*Horizont.*	*Sinus.*	*Horizont.*	*Sinus.*
Sphère	85 %	75 %	30 % (r. positives)	5 % (r. négatives)
Cube.	75 %	80 %	25 % (r. positives)	10 % (r. positives)
Tétraèdre.	75 %	80 %	25 % (r. positives)	15 % (r. positives)
« Pluteus »	75 %	75 %	40 % (r. positives)	25 % (r. positives)

CONCLUSION

Dans le cas d'une trajectoire horizontale, la forme de l'attrape a peu d'influence sur les réponses de la Perche au mouvement de l'objet. Tout au plus y a t-il une certaine augmentation des pourcentages avec les formes très anguleuses. Dans le cas du mouvement sinusoïdal il y a une croissance assez nette des réactions de la Perche en fonction de la complication de la forme de l'attrape.

Cependant la forme de l'attrape ne peut être considérée comme un facteur très important dans la perception visuelle du mouvement chez la Perche. Ceci se confirme si l'on fait circuler dans le champ visuel de la Perche non plus un objet de forme géométrique, mais un leurre de pêcheur : les résultats que nous avons obtenus avec un petit poisson métallique, un ver de terre ou un grillon artificiels, sont très voisins de ceux que nous avons pu obtenir avec des attrapes de forme géométrique : tout au plus la moitié des sujets répondent positivement. En somme visuellement, la Perche n'est pas extrêmement sensible aux différence de forme.

3° ACTION DE LA COULEUR DE L'ATTRAPE

Pour étudier l'action de la couleur de l'attrape, nous avons confectionné de petits cylindres en papier de Héring. Ces cylindres avaient tous 1 cm

Source : MNHN, Paris

de diamètre et 1 cm de haut. Les longueurs d'onde moyennes employées ont été les suivantes : 475 mμ (couleur : bleu roi); 550 mμ (couleur : vert clair); 580 mμ (couleur : jaune vif); 665 mμ (couleur : rouge foncé). Nous avons employé une trajectoire horizontale à mouvement uniforme (vitesse de déplacement de l'attrape : 5 cm/s).

Cette dimension d'attrape, relativement importante, est défavorable à l'obtention des réactions positives, et nous avons obtenu surtout des réactions négatives, sauf avec l'attrape de couleur rouge pour laquelle, au contraire, nous avons obtenu de fortes réactions positives.

Nos résultats sont résumés dans le tableau suivant :

	Réactions oculaires	Mouvements généraux
Bleu.	90 %	20 % de réactions négatives
Vert.	80 %	20 % de réactions négatives
Jaune	90 %	30 % de réactions négatives
Rouge.....	90 %	40 % de réactions positives

4° INFLUENCE DU FOND SUR LEQUEL L'ATTRAPE SE DÉPLACE

Nous avons repris pour ces expériences, l'attrape sphérique blanche de 7 mm de diamètre, et nous avons employé une trajectoire horizontale à mouvement uniforme, la vitesse de translation de l'attrape étant de 5 cm/s. Contre la paroi postérieure de l'écran de notre appareil d'observation, et par conséquent dans les meilleures conditions de visibilité pour le Poisson en expérience, nous avons disposé un rectangle de bristol rayé verticalement; ce fond rayé est interchangeable. L'animal en expérience voit périodiquement l'attrape passer devant les rayures. Pour que le sujet demeure toujours au bon endroit, sa nage est limitée par deux rectangles de rhodoïd placés radiairement dans le couloir circulaire de la cuve.

Nous avons essayé quatre fonds rayés différents : rayures noires de 1 mm séparées par des espaces blancs de 2 mm; rayures noires de 3 mm sur 6 mm d'espace; rayures de 8 mm/16 mm; rayures de 20 mm/40 mm.

Les résultats montrent que le fond rayé est pratiquement sans influence sur les réactions de la Perche au déplacement d'une attrape sphérique blanche mais il semble que le fond à rayures 8 mm/16 mm est le plus favorable à l'obtention de réactions positives :

Largeur des rayures	1	3	8	20
Réactions oculaires	75 %	75 %	80 %	70 %
Mouvements généraux...	30 %	20 %	40 %	20 %

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE VII

EFFET GRÉGAIRE

Dans cette série d'expériences nous avons observé non pas des sujets pris isolément, mais des groupes de Perches en nombre varié (de 2 à 8), introduits simultanément dans la cuve de l'appareil. Ceci dans le but de savoir s'il existe un effet grégaire chez les Perches qui voient se mouvoir un objet.

CONDITIONS GÉNÉRALES DE L'EXPÉRIMENTATION

Les Perches en groupe qui viennent d'être mises dans la cuve d'expérience reprennent leur comportement normal plus rapidement que lorsqu'il s'agit d'individus isolés, et bien vite on les voit nager librement au voisinage l'une de l'autre. Néanmoins le temps de repos entre la mise dans l'appareil et le début des observations a été fixé à 20 minutes pour chacun des groupes.

Nous avons choisi, pour chaque groupe de Perches introduit dans la cuve, une durée de jeûne variant de 1 à 21 jours, ce qui nous a permis de déceler des relations entre la motivation et l'importance du groupe.

CARACTÉRISTIQUES DU MOBILE ET DU MOUVEMENT

En ce qui concerne le mobile et sa trajectoire, les caractéristiques sont les mêmes que dans les premières expériences : sphère blanche de 7 mm de diamètre, trajectoire horizontale à mouvement uniforme. Mais le sens du Poisson par rapport à celui du mobile ne peut plus être pris en considération, car bien souvent les Poissons n'ont pas entre eux la même orientation; on a donc adopté une fois pour toutes pour le mobile un sens de rotation positif (inverse des aiguilles d'une montre). Quant à la vitesse angulaire du mobile

Source : MNHN, Paris

par rapport aux yeux des Poissons, il ne peut s'agir ici que d'une moyenne approximative, car les Poissons en groupe nagent beaucoup et ont par rapport à la paroi de plexiglas un éloignement qui varie constamment (par contre l'individu isolé nage peu et reste sensiblement à l'endroit où on l'a mis).

CONDUITE A TENIR PENDANT LES EXPÉRIENCES

Dans les séries précédentes l'expérience était arrêtée à l'extinction des réactions, ce qui nous permettait de nous limiter à un nombre restreint de passages de l'attrape : 5; mais en groupe les Poissons réagissent différemment et en particulier il leur arrive, après une extinction apparente, de redevenir actifs : une poursuite inattendue peut même survenir. On a donc fixé à 10 exactement le nombre de tours de l'attrape et l'on note le total des réactions pour 10 tours (ainsi pour 8 Poissons il peut y avoir, au maximum, 80 mouvements d'yeux, 80 de nageoires, etc.). S'il y a plusieurs poursuites on retient la latence, la durée et l'amplitude de la plus importante uniquement.

Tout comme dans les premières expériences on doit s'assurer de la température de l'eau de l'appareil qui ne doit pas présenter une élévation exagérée, et cette précaution doit être spécialement observée quand il y a plusieurs Poissons dans la cuve. Le mieux est de renouveler la moitié du volume d'eau 10 minutes avant le début des mesures; de cette façon les Perches évoluent dans une eau fraîche et aérée pendant la durée des observations.

Quelques minutes avant le début d'une expérience on s'installe derrière l'écran d'observation et l'on constate que les Perches en groupe oublient l'opérateur beaucoup plus rapidement que les Perches solitaires.

RÉSULTATS

Nos résultats mettent en évidence l'importance des réactions oculaires, des mouvements de nageoires, des mouvements d'ensemble du corps et des poursuites en fonction du nombre d'individus et de la durée du jeûne chez la Perche de 4 étés stimulée par le déplacement à vitesse constante (2,5 cm/s) d'une sphère blanche de 7 mm de diamètre.

Fig. 21 (ci-contre). — Effet grégaire. Motivation. Trajectoire horizontale, mouvement uniforme d'une sphère de 7 mm. de diamètre (V = 2,5 cm./s.). 10 mesures par sujet. — A : groupes de 1 à 5 Perches. — B : groupes de 6 à 8 Perches.

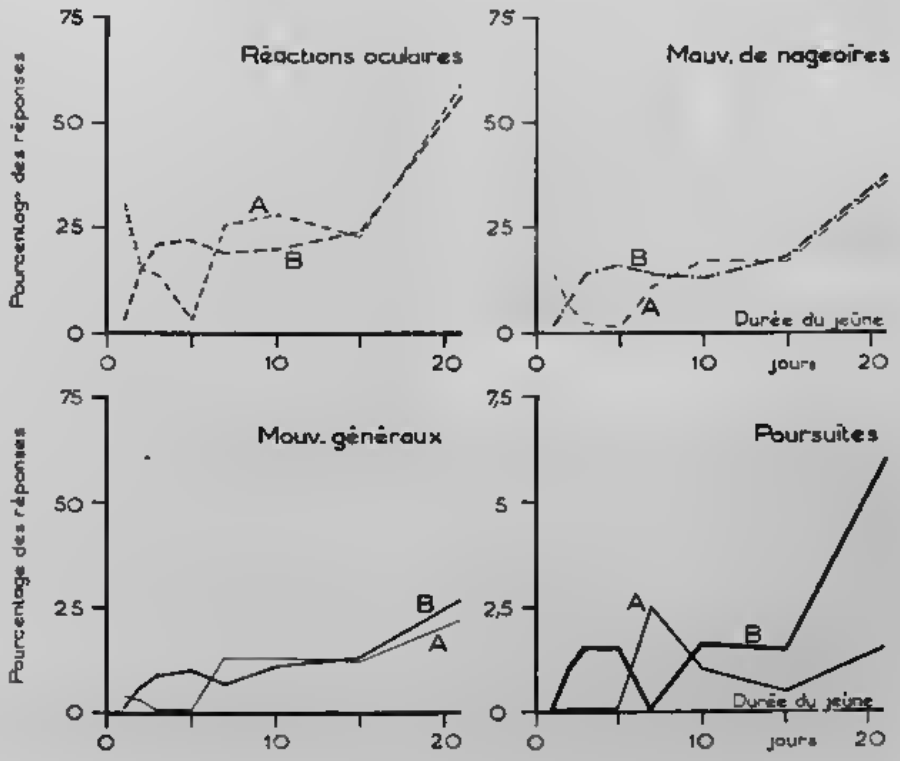
Source : MNHN, Paris

Durée du jeûne	Réactions oculaires										Mouv. de nageoires										Mouv. généraux										Poursuites									
	1		2		3		4		5		M	1		2		3		4		5		M	1		2		3		4		5		M	1		2		3		4		5		M
	T	%	T	%	T	%	T	%	T	%		T	%	T	%	T	%	T	%	T	%		T	%	T	%	T	%	T	%	T	%		T	%	T	%	T	%	T	%	T	%	
1	7	35	4	20	10	50	0	0	17	85	31	3	30	0	0	10	0	17	0	0	0	30	10	0	0	0	0	3	10	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2	1	5	0	0	10	0	17	0	15	0	10	17	0	0	0	0	0	17	3	7,5	3	0	3	0	0	0	0	3	10	1	2,4	7	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	0	0	0	0	10	0	7	35	1	5,5	0	4	10	0	0	1	0	1	5,5	0	0	0	1,7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
5	0	0	0	0	0	0	0	0	1	20	7	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	4	0,8	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
7	4	20	–	–	10	50	0	0	17	10	20	70	0	20	–	–	0	0	1	2,5	4	0	11	7	20	–	–	0	13	3	7,5	3	7	10	0	0	–	–	1	3,3	0	7,5	0	0	2,7
10	7	40	0	0	0	0	10	0	10	10	20	20	0	0	7	10	0	17	0	0	0	0	17,7	7	20	0	0	4	13	0	0	7	0	10	0	0	1	5	0	0	0	0	0	1
15	2	10	0	0	0	0	7	0	0	0	10	10	1	10	0	0	0	0	7	0	0	0	10	0	0	3	10	0	0	0	0	0	0	0	1	5	0	0	0	0	1	5	0	0	0,8
21	4	20	10	50	10	50	–	–	–	–	20	3	30	7	35	0	0	–	–	–	–	20	17	3	30	0	0	0	0	17	–	–	–	–	20	0	0	1	5	0	0	–	–	–	–	1,7

Groupes de 1, 2, 3, 4 et 5 sujets.
T : total des réactions enregistrées pour chacun de ces groupes.
% : pourcentage des réponses dans chaque groupe.
M = moyenne arithmétique des pourcentages des réponses dans les groupes de 1, 7, 3, 4 et 5 sujets.

Durée du jeûne	Réactions oculaires								Mouv. de nageoires								Mouv. généraux								Poursuites							
	6		7		8		M		6		7		8		M		6		7		8		M		6		7		8		M	
	T	%	T	%	T	%			T	%	T	%	T	%			T	%	T	%	T	%			T	%	T	%	T	%		
1	–	–	0	0	0	0	3		–	–	0	0	3	0	1,5		–	–	0	0	7	7,5	1,7		–	–	0	0	0	0	0	
2	7	15	0	7	20	20	15		0	10	0	0	10	10	0		0	4,5	0	0	0	10	0		0	0	0	0	7	2,5	1,5	
3	10	25	17	17	–	–	23		10	17	0	11	–	–	14		0	0	4	0	–	–	0		0	0	7	5,5	–	–	1,5	
5	20	35	0	11	–	–	22		17	25	0	7	–	–	10		0	13	0	7	–	–	10		0	3,5	0	0	–	–	1,5	
7	10	25	10	14	–	–	18		0	12	0	10	–	–	14		7	12	7	2,5	–	–	7,5		0	0	0	0	–	–	0	
10	12	20	–	–	–	–	20		0	12	–	–	–	–	12		0	10	–	–	–	–	10		1	1,5	–	–	–	–	1,5	
15	18	30	10	17	–	–	24		12	20	10	8	–	–	17		0	13	0	11	–	–	12		1	1,5	1	1,4	–	–	1,5	
21	30	50	40	57	60	60	54		22	37	24	30	30	30	27		17	28	20	28	20	20	27		0	0	0	0	7	0	0	

Groupes de 7, 7 et 8 sujets.
T : total des réactions enregistrées pour chacun de ces groupes
% : pourcentage des réponses dans chaque groupe.
M = moyenne arithmétique des pourcentages des réponses dans les groupes de 7, 7 et 8 sujets.



Source : MNHN, Paris

L'allure des courbes (fig. 21) étant sensiblement différente suivant qu'il s'agit de groupes de Perches composés de 2 à 5 individus ou de groupes de 6 à 8 individus, nous avons établi pour chaque ordre de réactions (oculaires, de nageoires, etc.) d'une part : une courbe moyenne des réactions pour les groupes de deux, trois, quatre et cinq Perches auxquels nous ajoutons pour mémoire le cas de la Perche isolée; et, d'autre part, une courbe moyenne des réactions pour les groupes de six, sept et huit Perches.

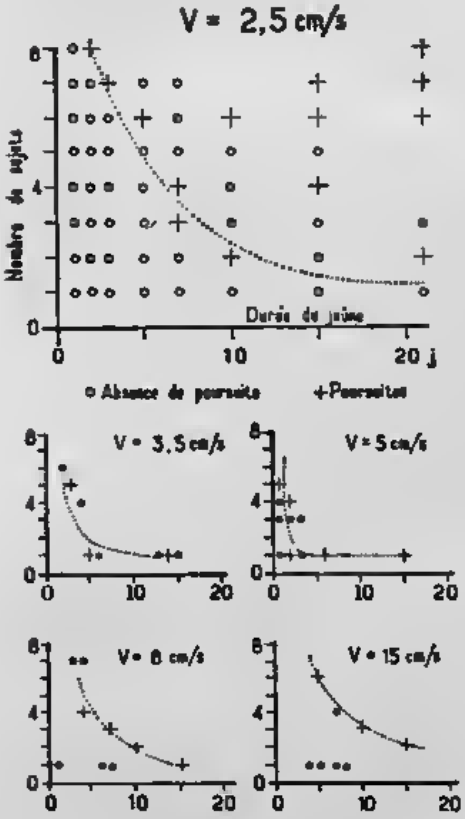


FIG. 22. — Effet grégaire : compensation entre motivation et importance du groupe.

Les graphiques des réactions oculaires, des mouvements de nageoires et des mouvements généraux se présentent de la même façon : pour les groupes « 1 à 5 » comme pour les groupes « 6 à 8 » il y a augmentation insensible des réactions jusqu'au 7e jour de jeûne. Le nombre des réactions reste à peu près constant jusqu'au 15e jour, mais à partir du 15e jour le nombre des réactions croît considérablement. On peut en conclure que pour ces types de réactions il n'y a pas d'effet grégaire considérable; c'est surtout la motivation individuelle qui intervient.

Par contre les courbes concernant les poursuites ne sont plus comparables quand le 15e jour de jeûne est atteint, selon que l'on considère les groupes de 1 à 5 individus ou les groupes de 6 à 8 individus : jusqu'à 5 Perches il y a une augmentation peu sensible de poursuites à partir du 15e jour, alors qu'il y en a environ quatre fois plus (toute proportion gardée), dans les groupes de plus de 5 individus. Remarquons que la vitesse utilisée ici (2,5 cm/s) n'est pas très stimulante. Il est possible que les poursuites soient dues à une stimulation réciproque, ce qui expliquerait l'importance de leur croissance en fonction du nombre d'individus. Néanmoins ces poursuites peuvent se produire avec 2 individus seulement. Or dans la détermination des pourcentages des réactions en fonction de la vitesse du mobile effectuée sur individus pris un à un, nous avions obtenu, tout au plus des mouvements d'ensemble du corps pour cette vitesse de 2,5 cm/s, et jamais de poursuites (ceci sur plusieurs centaines de mesures).

Enfin il est curieux de constater que les poursuites se produisent d'autant plus tôt après le dernier repas des Poissons que les sujets sont plus nombreux dans la cuve d'expérience : il faut attendre le 10e jour de jeûne

Source : MNHN, Paris

pour que les poursuites apparaissent avec 2 Poissons, le 7e pour 3 ou 4 Poissons; pour 5 Poissons il n'y a pas eu de poursuites, mais avec 6 Poissons nous en avons dès le 5e jour de jeûne, avec 7 Poissons dès le 3e jour, et déjà dès le second jour de jeûne avec 8 Poissons. En utilisant d'autres vitesses du mobile nous avons retrouvé cette compensation entre la durée du jeûne et l'importance du groupe en expérience (voir graphiques, fig. 22).

CONCLUSION

Dans nos expériences sur la perception visuelle du mouvement nous avons constaté un effet grégaire chez la Perche, particulièrement sensible dans les groupes de 6 individus au moins.

En ce qui concerne les poursuites on remarque qu'elles ont lieu d'autant plus tôt après le dernier repas que les individus sont plus nombreux : il y a donc compensation entre motivation et importance du groupe.

Source : MNHN, Paris

APPENDICE

Nos résultats sont un peu décevants en ce qui concerne l'expérimentation avec les formes de leurres qu'emploient habituellement les pêcheurs. De plus, si nous nous rapportons à nos expériences de trajectoires complexes, saccadées notamment, faites sur la Perche, nous sommes en contradiction avec les observations des praticiens de la pêche au lancer. Pour trancher la question, nous avons effectué quelques expériences complémentaires au cours desquelles nous avons fait circuler le mobile dans l'eau, à l'intérieur de la cuve de l'appareil qui a servi à toutes nos mesures.

Tout d'abord, il faut remarquer que chez la Perche la forme sphérique donne de mauvais résultats, lorsque le mobile circule dans l'eau, ceci à toutes les vitesses de translation. Si la vitesse est faible (moins de 26°/s), il y a indifférence, et si la vitesse est augmentée des réactions de crainte apparaissent immédiatement : dès la vitesse angulaire de 40°/s les fuites sont fréquentes. Ces résultats nous ont beaucoup surpris. Il conviendrait de faire une étude systématique de cette question : peut-être l'attrape sphérique engendre-t-elle, dans la cuve d'expérience de forme circulaire, un système d'onde défavorable ? Ou bien, lorsque le phénomène visuel n'est plus seul en cause, il est possible que la forme du mobile ne soit plus sans importance pour la Perche.

Nous avons vu qu'avec un mobile de forme complexe (petit Poisson métallique, Ver en caoutchouc, Grillon en matière plastique), les résultats sont très voisins de ceux que nous avions obtenus avec une sphère ou tout autre objet de forme géométrique, quand ces différents mobiles circulent hors de l'eau. Mais, quand l'objet circule *dans l'eau*, les résultats sont totalement différents. Tout d'abord, il n'y a jamais de bonnes réactions avec le Grillon; quant au Ver de terre, à cause probablement de la trop grande taille de notre échantillon, il laisse les Perches indifférentes ou les effraie, ceci quelle que soit la vitesse de propagation utilisée. En ce qui concerne le Poisson artificiel, les vitesses faibles et modérées ne donnent aucune réaction, contrairement à ce que nous attendions, et il faut que la vitesse atteigne au moins 57°/s pour qu'il y ait des réponses positives. Celles-ci deviennent très nettes : attaques violentes, tentatives de capture, avec des vitesses encore plus élevées : 78°/s !

En définitive, deux faits retiennent notre attention :

1° Pour obtenir des réactions positives, des poursuites et des attaques notamment, il faut, lorsque le mobile circule *dans l'eau*, des vitesses de translation élevées, nettement supérieures à celles susceptibles de provoquer

Source : MNHN, Paris

des réactions positives quand le mobile circule *hors de l'eau*. Chose assez étonnante, ces vitesses élevées de translation du mobile dans l'eau sont voisines de celles que nous avions notées au moment de l'extinction des réactions oculaires quand le mobile circule hors de l'eau. Autrement dit, la perception visuelle du mouvement et la perception des vibrations ont chez la Perche des seuils très différents, ce qui est curieux *a priori :* en effet, quand elle perçoit au maximum, par sa ligne latérale, le choc des ondes engendrées par le déplacement d'un objet, la vitesse du mobile est alors telle que cet objet la laisserait à peu près indifférente si la perception visuelle était seule à intervenir.

2° Quand le mobile circule dans l'eau, les réactions positives sont plus violentes dans le cas du mouvement saccadé que lorsqu'il s'agit d'un mouvement uniforme ou sinusoïdal, et il est nécessaire, dans cette expérience particulière, de fixer solidement le leurre à la tige de plexiglas qui l'entraîne, faute de quoi le Poisson risque de l'arracher ! Il est probable que, dans ces conditions, les vibrations de l'eau sont très nettes. Ce que les pêcheurs au lancer nous avaient enseigné se trouve ainsi confirmé.

***

Des essais sur la perception chimique de la Perche, combinée à la perception visuelle du mouvement ne nous ont pas apporté de réponse bien décisive à la question de l'importance relative de ces deux types de perception. Un broyat de Vers de terre, filtré et mélangé à de l'eau, est introduit goutte à goutte dans la cuve d'expérience. Aussitôt, le sujet qui s'y trouve adopte un « comportement de recherche », et la saveur qui se propage dans l'eau de la cuve accapare toute son attention, si bien qu'il ne s'intéresse que médiocrement au passage de l'attrape.

***

Remarquons, en terminant, qu'une expérimentation comporte toujours quelque chose d'artificiel. Dans le cas de nos recherches par exemple, nous avons isolé systématiquement la perception visuelle du mouvement de toute autre perception, car bien entendu il n'est guère possible d'étudier expérimentalement un phénomène sans l'abstraire. Mais dans la nature tout marche de concert, le Poisson est averti, guidé par tout un complexe de signaux : visuels, vibratoires et autres, et il est bon dans toute étude de biologie expérimentale, de ne jamais perdre de vue cette simultanéité des phénomènes naturels.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE VIII

CONCLUSIONS SUR LA PERCEPTION VISUELLE DU MOUVEMENT CHEZ LA PERCHE

La Perche jouit d'une bonne perception visuelle du mouvement, pourvu que le mobile soit assez volumineux (sphère de plus de 2 mm de diamètre, à 10 cm des yeux du sujet), et que sa vitesse de translation soit comprise entre 2 cm/s (12°/s) et 50 cm/s (78°/s).

La dimension du mobile et sa vitesse de translation sont les seules caractéristiques essentielles qui déterminent les réactions de la Perche. Toutes les autres caractéristiques jouent un rôle parfois non négligeable, mais toujours secondaire. Le rôle du fond ne sera pas retenu ici.

I. — CARACTÉRISTIQUES ESSENTIELLES DE L'OBJET EN MOUVEMENT

1° Dimension.

Si l'objet est très petit (2 mm de diamètre ou 1°), la plupart des sujets sont indifférents à son passage, quelle que soit la vitesse de translation, quelle que soit la forme de la trajectoire : horizontale à mouvement uniforme, ou sinusoïdes diverses. Il faut faire une exception pour la trajectoire complexe en « nage de Daphnie », fortement stimulante avec une sphère de 2 mm.

Avec des dimensions plus importantes (de 4 à 7 mm), nous obtenons le maximum de réactions positives aux vitesses modérées de translation du mobile.

Au-delà de ces dimensions, des réactions négatives apparaissent, même si l'on emploie des vitesses de translation favorables au déclenchement des réactions positives, et avec une grosse sphère (30 mm de diamètre ou 17°) on n'observe plus aucune réaction positive, quelle que soit la vitesse de translation du mobile.

Source : MNHN, Paris

2° Vitesse.

Les vitesses très faibles (au-dessous de 2 cm/s, soit moins de 11°30'/s) ne provoquent aucune réaction, sauf chez quelques rares sujets. Avec des vitesses supérieures à 50 cm/s (78°30'/s), l'animal ne prête plus attention au mobile qui sort trop vite de son champ visuel. Entre ces deux vitesses extrêmes, existe un domaine de vitesses qui déterminent deux types de réaction opposés : les vitesses modérées (environ 26°/s) provoquent le maximum de réactions positives avec une sphère de 7 mm de diamètre; les vitesses plus élevées (au voisinage de 65°/s) provoquent des réactions de crainte et des fuites, à moins qu'il ne s'agisse d'une trajectoire horizontale à mouvement uniforme. Entre ces deux groupes de vitesses, nous avons repéré une « zone d'indécision » : une partie des sujets tend à répondre positivement, une autre négativement, certains enfin, au cours d'une même expérience, réagissent tantôt positivement, tantôt négativement.

Les vitesses qui déterminent les pourcentages d'un type donné de réactions (maximum des réactions positives par exemple) sont toujours assez voisines, quelle que soit la forme de la trajectoire. Ainsi toutes nos expériences ont montré que c'est la *vitesse réelle* de translation de l'attrape sur sa trajectoire qui est le facteur principal de déclenchement des réactions de la Perche, bien entendu en ce qui concerne la perception strictement visuelle du mouvement, toute influence vibratoire ou chimique étant éliminée.

II. — CARACTÉRISTIQUES SECONDAIRES DE L'OBJET EN MOUVEMENT

1° Forme de sa trajectoire.

Elle a, dans l'ensemble, assez peu d'importance. Cependant, si nous utilisons une sphère d'un diamètre de 7 mm, nous pouvons classer les trajectoires en trois catégories :

— les trajectoires horizontales à mouvement uniforme qui ne déclenchent pas de réactions négatives;

— les trajectoires à mouvement périodique : verticale à mouvement alternatif, sinusoïdales, à mouvement saccadé (qui provoquent soit des réactions positives, soit des réactions négatives, selon la vitesse de translation du mobile);

— enfin les trajectoires en « nage de Daphnie », très stimulantes à de faibles vitesses.

Source · MNHN, Paris

2° Forme de l'objet.

Les formes géométriques simples ont des effets très voisins, qu'il s'agisse d'une sphère, d'un cube ou d'un tétraèdre, mais les formes hérissées sont nettement plus stimulantes. Par contre, les formes très complexes (leurres habituels de la pêche) ne sont pas plus stimulantes que les formes hérissées.

3° Couleur de l'objet.

Les tons bleu foncé ou vert sont moins stimulants que le blanc — si nous nous référons à la sphère blanche que nous avons généralement employée — et nous avons trouvé que ces couleurs à courte longueur d'onde déclenchaient surtout des réactions négatives avec un mobile assez volumineux. Par contre, avec un mobile de même importance, la couleur rouge est fortement, et de façon positive, stimulante.

Source : MNHN, Paris

TROISIEME PARTIE

ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DE LA PERCEPTION VISUELLE DU MOUVEMENT CHEZ SEPIA OFFICINALIS L.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE PREMIER

BUT. — MATÉRIEL BIOLOGIQUE

BUT

Nous avons décidé de faire une étude comparative de la perception visuelle du mouvement entre deux représentants de groupes zoologiques très différents parce que, contrairement à ce que pensait MINKIEWICZ, nous doutions que des résultats d'expériences trouvées sur une espèce puissent se retrouver sur une autre.

Deux stages au Musée Océanographique de Monaco (avril 1954 et avril 1955) nous ont permis d'expérimenter sur *Sepia officinalis*, espèce appartenant à un groupe qui se comporte très différemment des Poissons, et d'étudier quelques points particuliers de la question assez complexe de la perception visuelle du mouvement de ce Céphalopode.

MATÉRIEL BIOLOGIQUE

Nous avons choisi la Seiche comme matériel biologique car c'est un animal facile à se procurer en quantité suffisante, moins encombrant que le Poulpe dans une cuve d'expériences au volume restreint, et mieux connu que la Sépiole pour ce qui est des mœurs et de la physiologie.

Il existe en Méditerranée deux formes de Seiches : une forme de printemps, aux organes génitaux bien développés, dont l'os de Seiche ou sépion présente une aire striée plus importante que l'aire lisse; une forme d'automne, aux organes génitaux très réduits, dont le sépion présente une aire striée moins importante que l'aire lisse. Nous n'avons expérimenté que sur la forme printanière.

Il est difficile de déterminer l'âge des Seiches et c'est en nous basant sur la taille des individus que nous avons pu réaliser nos expériences sur des sujets comparables. Nous les avons choisi de dimensions moyennes,

Source : MNHN, Paris

de 30 à 35 cm de longueur, y compris les tentacules moyennement étendus (la grande élasticité de ceux-ci rendent les mensurations difficiles).

Nous avons opéré de préférence sur les mâles, sans toutefois éliminer les femelles. Mais nous n'avons pas tenu compte de la différence des sexes dans ces premières expériences (mâles et femelles ont paru se comporter de façon voisine, sauf dans le cas des femelles occupées à pondre, qui ne font pas du tout attention au passage de l'attrape et qu'il faut absolument remplacer par un autre sujet).

Il eût été souhaitable d'avoir toujours les mêmes individus pour chaque série d'expériences, car on finit par bien connaître la population et le caractère particulier des individus : très voraces ou trop timides par exemple, ce dont il faut tenir compte dans une étude quantitative. Malheureusement les Seiches se conservent difficilement en captivité, en grande partie parce qu'elles se blessent mutuellement, à moins que les plus grosses ne dévorent les plus jeunes, même quand elles sont repues. Comme il n'était pas possible de réaliser une séparation quelconque dans les bassins de réserve, nous avons assuré le renouvellement constant des sujets d'expériences.

Il faut prévoir entre chaque mesure un temps mort considérable : pour que l'animal s'habitue á l'appareil et réagisse normalement au passage de l'attrape on doit compter une heure en moyenne, quelquefois plus, sinon la moindre brusquerie de l'observateur, au début d'une expérience, déclenche une attitude de crainte caractérisée par un aspect menaçant : les tentacules médians de la Seiche sont dressés en V et crispés, la coloration est brune et la peau hérissée de pointes claires; ou encore l'animal s'enfouit dans le sable et fait le mort. On risque même, mais c'est rare, une projection d'encre, ce qui exige le nettoyage complet de la cuve : on a donc intérêt à ne pas abréger le temps de repos donné à l'animal nouvellement introduit dans le cuve d'expériences. Malheureusement cette condition oblige à réduire le nombre de sujets sur lesquels on expérimente, et ainsi, faute de temps, nous n'avons pu, au cours de notre premier stage, faire les expériences sur 10 individus, ce qui eût été préférable au point de vue statistique, et nous contenter de 5 individus sur chacun desquels 5 mesures ont été effectuées. Il n'y a pas intérêt à augmenter le nombre de passages de l'attrape, car au-delá de 4 ou 5 passages, la Seiche reagit faiblement.

Cependant, deux types d'expériences très différents peuvent se succéder à assez bref délai sur le même sujet, ce qui compense les pertes de temps : par exemple, quelques heures après avoir fait une expérience avec un Crabe véritable, on peut déplacer devant la Seiche une attrape géométrique sans que l'on constate une influence de l'essai précédent.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE II

INFLUENCE DE LA VITESSE ET DE LA FORME DE L'ATTRAPE

Nous avons voulu savoir tout d'abord comment la Seiche réagit au déplacement d'une attrape en fonction de sa vitesse. Cette première série d'expériences nous a appris que la Seiche réagit médiocrement au passage d'une attrape de forme géométrique simple (disque noir de 40 mm de diamètre) ce qui nous a conduit à étudier l'influence de formes plus compliquées (2e série d'expériences). Cependant il est clair que la Seiche ne confond pas ces attrapes géométriques avec un Crabe véritable, et nous avons fait une 3e série d'expériences destinée à nous montrer dans quelle mesure la Seiche est capable de reconnaître un Crabe mort, plus ou moins amputé.

APPAREILLAGE

La cuve d'expériences mise à notre disposition par l'Aquarium de Monaco lors de notre premier stage appartient à la série des bacs modernes qui ont été exposés au public dans le courant de l'année 1954. La forme générale de cet aquarium est un prisme à base triangulaire dont la face principale, vers l'observateur, comprend une glace rectangulaire de 1,40 m de large sur 0,70 m de haut, les deux autres côtés, en béton, mesurant 1 m de large environ. Sa capacité est de 1 m³. L'eau de mer y circule constamment, aérée d'ailleurs par une arrivée d'air comprimé à 6 kg/cm². Un fond de sable et deux fragments de rochers contribuent à faire de cette cuve d'expériences un habitat temporaire assez naturel. Un thermomètre est fiché dans le sable en permanence (températures extrêmes notées : 17° et 19° C). Au-dessus du niveau de l'eau, à 30 cm, se trouve un projecteur de 100 W qui éclaire la cuve en permanence et auquel peut s'ajouter, lorsqu'on désire prendre une photographie instantanée, une batterie de lampes de 40.000 lumen.

A l'extérieur de la cuve nous avons monté, contre la glace, un système horizontal de va-et-vient, sorte de téléphérique en miniature, mû par un treuil électrique fonctionnant sur le secteur, et entraînant à vitesse uni-

Source : MNHN, Paris

forme et donnée l'attrape choisie dans le champ visuel du sujet en expérience (pl. IX).

La partie fixe du dispositif est constituée de deux fils de cuivre galvanisé, de 0,5 mm de diamètre, parallèles, distants de 5 cm l'un de l'autre, et tendus au maximum. Les deux bouts de ces fils sont attachés à des crochets ronds vissés dans des montants en bois, calés contre la glace, aux limites de la course du mobile; on augmente la tension des deux fils en vissant davantage les crochets.

Ces fils parallèles, très lisses et lubrifiés, servent de guides à un équipage mobile construit en fil de fer et solidaire d'une longue ficelle très fine, en lin, horizontale et parallèle aux guides. De petites poulies au roulement très doux assurent aux limites de la course son changement de direction afin que des poids (de 100 g environ) fixés à ses deux extrémités la tendent suffisamment. Entre l'une des poulies de renvoi et l'un des poids, la ficelle fait un enroulement sur le treuil. Celui-ci est à vitesse variable grâce à deux poupées de poulies reliées par une courroie élastique; l'une des poupées est calée sur l'axe secondaire d'un moteur universel 110 V à 3.000 tours minute à vitesse fortement démultipliée par une vis sans fin en prise avec le pignon de l'axe secondaire. Quand le treuil fonctionne, la ficelle se met en mouvement; l'un des poids monte tandis que l'autre descend et l'équipage entraîné par la ficelle se déplace horizontalement à vitesse constante. En bout de course on coupe le courant. Pour changer le sens de marche de l'équipage mobile, on croise la courroie qui relie les deux poupées de poulies, procédé d'ailleurs assez peu pratique.

On accroche à l'équipage mobile l'attrape de forme choisie, ou bien un véritable Crabe, qui masquent complètement aux yeux de la Seiche le châssis métallique de l'équipage. Comme le mouvement de la ficelle de lin passe inaperçu, la Seiche en expérience ne prête attention qu'au déplacement de l'attrape.

Enfin les limites de la course sont cachées par deux bandes de papier marron de 20 cm de large : ainsi la mise en route et le ralentissement avant l'arrêt ne sont pas vus par l'animal. Le trajet d'expérience s'effectue sur 1 m exactement, ce qui facilite notamment le contrôle, au chronomètre tenu en main, de la vitesse du mobile.

CONDUITE DES EXPÉRIENCES

Pour ces expériences on note sur une fiche les diverses réactions de la Seiche au moment du passage de l'attrape dans son champ visuel. Les réactions les plus fréquentes sont généralement les mouvements d'yeux; ensuite apparaissent les mouvements généraux du corps et plus rarement les poursuites et les attaques. Bien entendu, examinées de près ces réactions diffèrent par bien des détails de celles des Perches. Alors que chez celles-ci les « mouvements d'yeux » sont caractérisés par un changement d'orientation des globes oculaires dans la direction de l'attrape ou, dans les cas les plus nets, par une véritable poursuite oculaire, chez la Seiche on observe

Source : MNHN, Paris

— en outre des poursuites oculaires — des réactions plus discrètes mais incontestables; notamment lorsque la Seiche enfouie dans le sable paraît dormir, le mince W noir, dessiné par les bords de la pupille, se dilate brusquement, durant une fraction de seconde, quand l'animal aperçoit l'attrape, et c'est parfois le seul indice d'une réaction positive (comptée dans les colonnes de nos fiches pour 10 points par opposition aux poursuites oculaires comptées pour 20 points). D'autre part, chez la Perche les mouvements d'yeux sont en moyenne sensiblement plus nombreux et plus nets que n'importe quelle autre réaction. Dans les réactions de la Seiche, au contraire, on remarque parfois des mouvements du corps mieux décelables que les réactions oculaires; celles-ci peuvent même passer totalement inaperçues. Ainsi il arrive que le passage de l'attrape déclenche un soulèvement ou une rétractation du corps sans que la pupille subisse la moindre variation d'ouverture : il peut donc y avoir sans contestation possible, perception visuelle sans réaction oculaire !

Les mouvements de la nageoire ne peuvent être pris en considération car chez la Seiche elle ondule presque constamment. Il en est de même des mouvements de tentacules : ils s'agitent indépendamment semble-t-il des causes externes. Aussi nous tiendrons compte, après les réactions oculaires, des mouvements généraux du corps en considérant deux cas, celui où l'animal est en train de nager : si la réaction est positive au moment du passage de l'attrape il s'oriente dans sa direction, ou tend à se rapprocher de la glace, sans poursuite toutefois, et si la réaction est négative il recule de quelques centimètres sans fuir; et le cas où il est enfoui dans le sable : si la Seiche se dresse brusquement sur ses tentacules, prête à bondir, la réaction est positive; elle est négative si l'animal s'enfonce davange dans le sable.

Nous n'avons pas fait de distinction entre les poursuites et les attaques (ce qui serait peut-être une précision nécessaire dans une étude plus détaillée) et nous avons admis qu'une réaction de poursuite compte pour 10 points, tandis qu'une attaque compte pour 20 points. Les attaques sont souvent violentes et répétées plusieurs fois de suite : la Seiche bondit et s'écrase contre la glace, les tentacules prennent un court instant une forme de fleur brusquement épanouie, et l'animal recule lentement, tandis que se déplace l'attrape qu'il a manquée (pl. X). Il peut aussitôt recommencer ses attaques, pour finalement se cacher dans le sable, furieux ou apeuré. L'équivalent négatif de cette réaction est la fuite, suivie généralement d'enfouissement dans le sable. Si l'animal est déjà dans le sable quand passe le mobile nous considérons comme fuite le fait qu'il souffle violemment du sable devant lui et s'enfonce plus profondément dans sa cachette.

Les attitudes d'indifférence peuvent être dues à un besoin de nager activement ou, pour les femelles, de pondre. On observe aussi, assez fréquemment, un peu de somnolence, mais nous avons pu constater dans ce cas que la perception visuelle ne cesse pas complètement. En effet, si l'on arrête brusquement le mobile, ou si on l'accélère à la main, le sujet qui somnole manifeste un léger mouvement de recul, ou bien fronce la région oculaire, ou encore ouvre brusquement les yeux. Cependant il peut arriver que la Seiche dorme réellement, ce qui se reconnaît à l'absence totale de

Source : MNHN, Paris

réactions quand le mobile est déplacé brusquement de façon anormale; bien entendu les mesures faites avec un tel sujet ne peuvent être retenues.

TABLEAU RÉCAPITULATIF DES RÉACTIONS ET DE LEUR NOTATION

RÉACTIONS		SYMBOLES UTILISÉS SUR LES FICHES	POINTS POUR LE CALCUL DES POURCENTAGES
R. oculaires	Ouverture des paupières	$\frac{0}{+}$	10
	Poursuite oculaire.	+	20
Mouvements généraux	Augmentation des mouvements au passage de l'attrape..	$\frac{0}{+}$	10
	L'animal s'oriente vers l'attrape ou sort du sable ...	+	20
	L'animal se détourne	$\frac{0}{-}$	— 10
	L'animal recule ou s'enfonce dans le sable.....	—	— 20
Poursuites et fuites	Poursuite sans attaque.	$\frac{0}{+}$	10
	Attaque.....	+	20
	L'animal s'éloigne	$\frac{0}{-}$	— 10
	Fuite ou enfouissement complet	—	— 20
Absence de réaction		0	0
Changements de coloration : à étudier.			

Il existe enfin une catégorie de réactions dont nous n'avons pu tenir compte, car elles constituent tout un programme d'études à elles seules : ce sont les changements de coloration. Il nous semble que les mêmes causes externes produisent régulièrement les mêmes pigmentations. Au moment d'une attaque, la Seiche est uniformément grise. Quand elle est effrayée ou furieuse (ce qui n'est pas très facile à distinguer) elle est brune. Des mâles en rivalité ou des individus qui convoitent la même proie sont rayés comme des Zèbres. Mais ce sont les changements subtils ou rapides de la coloration qui mériteraient le plus d'être notés et interprétés : souvent,

Source : MNHN, Paris

Réactions	réactions oc	mouv. génér.	translations
V			
7'	25	0	0
30'	62,5	-12,5	-25
7°	100	37,5	0
32°	62,5	-12,5	-12,5
51°	62,5	-12,5	-25
80°	0	0	0

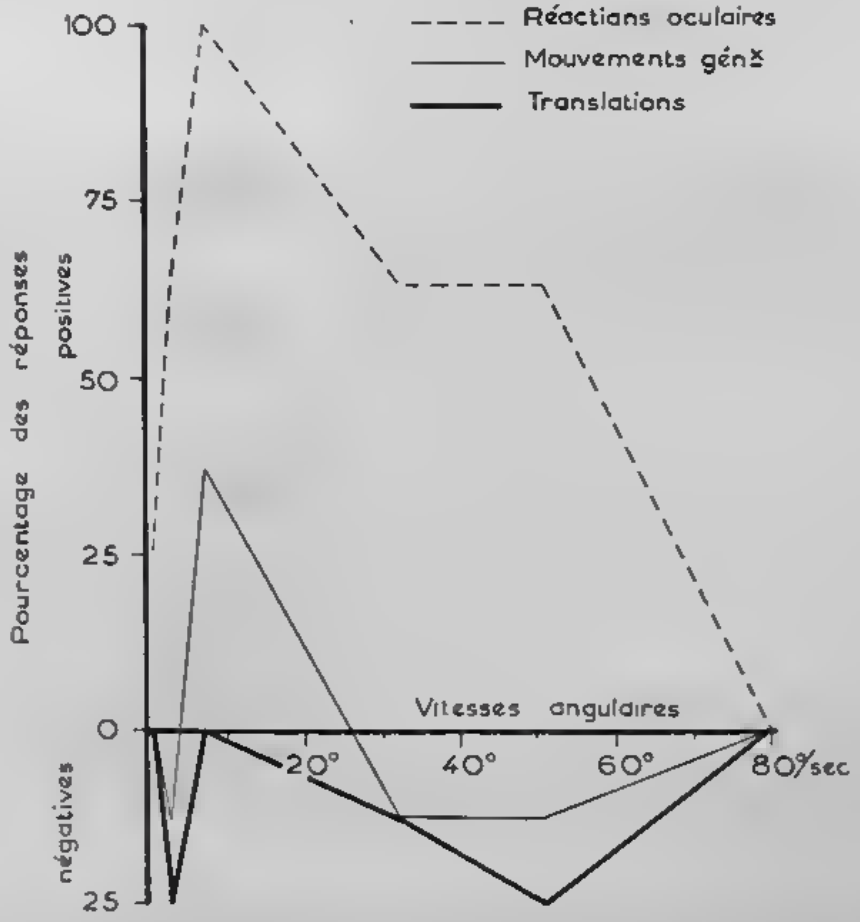


FIG. 23. — Mouvement uniforme, trajectoire horizontale d'un disque noir de 40 mm. de diamètre. Pourcentage des réponses de *Sepia* en fonction de la vitesse angulaire du mobile. 4 sujets, 5 mesures par sujet.

Source : MNHN, Paris

au passage d'une attrape d'un aspect particulier, on observe, dans la région du masque frontal, des noircissements intermittents et, dorsalement, l'apparition brève et répétée de deux taches noires; cela fait songer à des signaux Morses. Peut-être s'agit-il d'une sorte de langage traduisant les émotions de l'animal?

PREMIÈRE SÉRIE D'EXPÉRIENCES

Les réactions de la Seiche sont étudiées en fonction des vitesses de déplacement d'un disque noir de 40 mm de diamètre découpé dans du papier. Les différentes vitesses utilisées ont été de 0,25 cm/s; 1 cm/s; 5 cm/s; 25 cm/s; 50 cm/s et 2 m/s, soit, en vitesses angulaires par rapport aux yeux de l'animal situé à environ 40 cm du mobile au moment du passage de celui-ci à la normale, de : 7′; 30′; 7°; 32°; 51° et 80° par seconde de temps. Cette série a toujours été effectuée le soir entre 19 h 30 et 21 h 30.

Résultats

L'examen du graphique (fig. 23) relatif aux réactions de la Seiche au déplacement d'un disque noir de 40 mm en fonction de la vitesse du mobile nous montre que le seuil des réactions oculaires est bas : la plus faible vitesse utilisable sur notre appareil (0,25 cm/s) permet un déplacement angulaire de l'attrape à la vitesse de 7′ par seconde de temps; ce déplacement est perçu par 25 % des sujets. Le déplacement n'est plus perçu à la vitesse de 2 m/s, soit environ 80°/s, autrement dit pour la Seiche le mouvement cesse d'être stimulant à des vitesses assez peu élevées. Tous les sujets répondent par des mouvements d'yeux au déplacement du disque à la vitesse de 5 cm/s (7°/s).

Les mouvements d'ensemble du corps sont observables pour une vitesse de 30′/s, mais ce sont des réactions de crainte, donc négatives, que l'on observe aux faibles vitesses. Avec 7°/s le maximum des réactions est atteint (environ 40 % de réponses positives). Nous avons remarqué que c'est cette vitesse de 5 cm/s qui donne dans tous les cas le maximum de réactions positives. Les réactions redeviennent négatives quand la vitesse croît, pour finalement s'annuler quand l'animal ne voit plus passer l'attrape.

L'allure générale de la courbe représentative des mouvements de translation ressemble, en moins marquée, à celle des mouvements généraux, mais ici toutes les réactions sont négatives : non seulement il n'y a jamais de poursuite, mais le plus souvent l'animal s'éloigne.

DEUXIÈME SÉRIE D'EXPÉRIENCES

Nous étudions les réactions de la Seiche au mouvement linéaire de formes géométriques plus ou moins complexes, c'est-à-dire, outre le disque noir

Source : MNHN, Paris

utilisé dans la première série : un disque blanc de 40 mm de diamètre; un disque noir de 40 mm barré d'un trait horizontal de 60 mm × 5 mm; trois disques noirs se recouvrant en partie (un disque de 50 mm flanqué de deux disques de 35 mm); un carré de 40 mm barré d'un trait horizontal

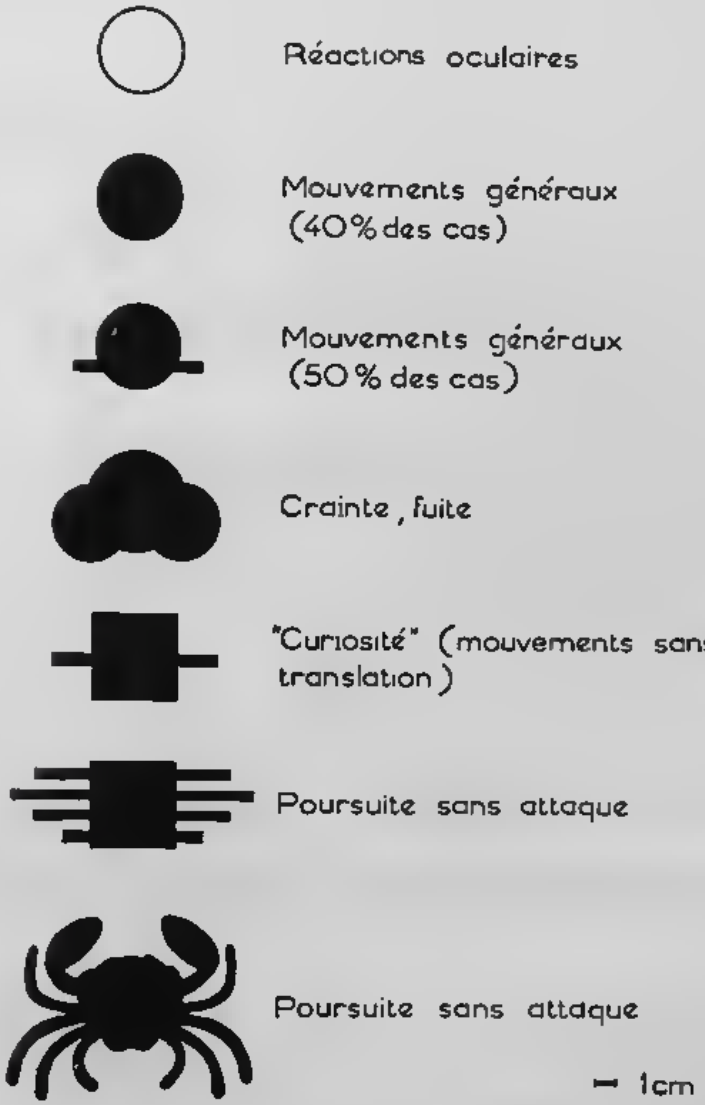


Fig. 24. — Attrapes mobiles en papier présentées à la Seiche.

de 85 × 5 mm; un carré de 40 mm barré de 4 traits horizontaux de 55 à 120 mm × 5 mm, enfin une silhouette de Crabe découpée dans du papier noir (voir fig. 24). Pour ces attrapes de formes variées la même vitesse de 5 cm/s (7°/s) est utilisée. Cette série d'expériences est qualitative. Elle a été effectuée dans la journée entre 8 h 30 et 19 heures.

Source : MNHN, Paris

Résultats

Disque blanc: sujets indifférents d'une manière générale; on constate au maximum de faibles réactions oculaires.

Disque noir: mouvements généraux très nets, mais sans translation de l'animal.

Disque noir barré d'un trait: mouvements généraux dans 50 % des cas, toujours sans translation.

Trois disques noirs:

Seiche 1 : réactions oculaires;
Seiche 2 : « curiosité » et « méfiance »;
Seiche 3 : curiosité suivie de crainte;
Seiche 4 : curiosité mêlée de crainte (suit l'attrape à reculons);
Seiche 5 : se cache dans le sable.

Carré noir barré d'un trait:

Seiche 1 : mouvements oculaires; ne semble pas effrayée;
Seiche 2 : curiosité (à la limite du déplacement);
Seiche 3 : réaction oculaire mais indifférence;
Seiche 4 : légère méfiance;
Seiche 5 : réaction oculaire.

Carré noir barré de 4 traits:

Seiche 1 : se cache dans le sable (peur);
Seiche 2 : tapie dans le sable, se redresse;
Seiche 3 : poursuite sans attaque;
Seiche 4 : vive curiosité (sans poursuite) mêlée de crainte;
Seiche 5 : légers mouvements du corps (sujet petit, inquiété par la taille de l'attrape).

Crabe découpé: réactions comparables à celles observées dans le cas précédent et ne dépassant pas le stade de la poursuite sans attaque.

Les formes arrondies provoquent plutôt des réactions de crainte, alors que les formes anguleuses et hérissées stimulent assez vivement les Seiches. Mais il faut remarquer la similitude des réactions produites par le passage d'un carré barré de 4 traits (formes géométriques), et celles déclenchées par le déplacement d'un Crabe découpé dans du papier, dont la forme est complexe et se rapproche du réel (1).

---

(1) Il est intéressant de rappeler des expériences similaires faites sur *Octopus*. Boycott (1954) rapporte que les Ten Cate ont dressé un *Octopus* à venir prendre un Crabe avec un carré de plomb de 10 cm. Ce dressage étant effectué, ils ont dressé l'animal à ne pas attaquer un triangle isocèle, tout en continuant à attaquer le carré; il a fallu pour cela 54 épreuves. *Octopus* ne distingue pas un triangle équilatéral d'un triangle isocèle ni un cercle d'un carré.

Source : MNHN, Paris

TROISIÈME SÉRIE D'EXPÉRIENCES

Nous avons pris comme mobile un Crabe mort fixé à l'équipage de notre va-et-vient, et privé d'une partie ou de la totalité de ses pattes.

Réactions	Réactions oculaires					Mouvements généraux					Translations				
Nombre de pattes	0	2	4	6	8	0	2	4	6	8	0	2	4	6	8
1° V = 30'/s	60	70	90	100	100	-20	50	20	50	70	-20	20	-10	0	0
2° V = 7°/s	90	90	100	100	100	-50	30	90	100	100	-40	30	50	50	70
3° V = 32°/s	50	50	40	60	70	-30	-30	-10	-20	-20	0	-10	0	-10	-20

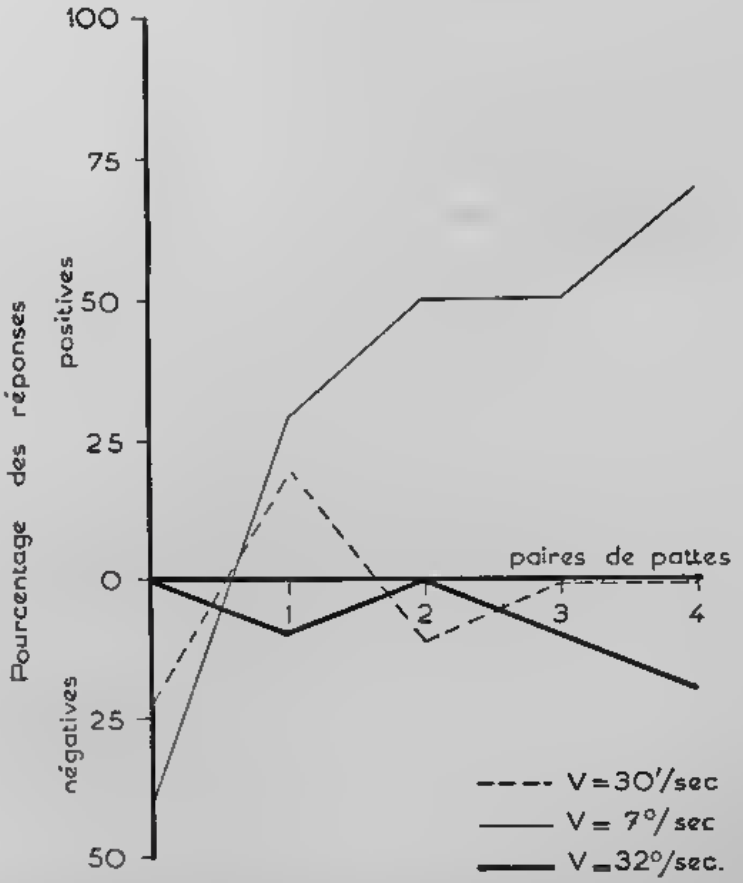


Fig. 25. — Mouvement uniforme, trajectoire horizontale d'un *Carcinus* plus ou moins amputé, dans trois conditions de vitesses différentes. Pourcentage des attaques et des fuites de *Sepia* en fonction du nombre de pattes restantes. 5 sujets, 5 mesures par sujet.

Les vitesses de translation sont ici de 1 cm/s, 5 cm/s et 25 cm/s, et pour chaque vitesse utilisée les réactions de la Seiche sont étudiées en fonction

Source : MNHN, Paris

du nombre de pattes laissées au Crabe, soit 0, 2, 4, 6 ou 8 pattes, les pinces étant toujours supprimées car leur importance relative rompt l'aspect homogène des pattes proprement dites.

Cette série a encore été effectuée dans la journée, entre 8 h 30 et 19 heures.

Résultats

La série d'expériences faites avec un Crabe amputé a donné lieu à 3 courbes représentant les variations des pourcentages des attaques et des fuites en fonction du nombre de pattes laissées au Crabe, aux 3 vitesses suivantes : 1 cm/s, 5 cm/s et 25 cm/s (fig. 25).

A la vitesse de 1 cm/s le Crabe est toujours bien vu, même s'il est privé de toutes ses pattes (60 à 100 % de réactions oculaires suivant le nombre de pattes). Les mouvements généraux et surtout les translations ont leur croissance générale perturbée d'une brusque saillie à l'abscisse correspondant à 2 pattes. Cette saillie est facile à expliquer : à cette faible vitesse le Crabe est peu stimulant et déclenche plutôt des réactions négatives; mais il se trouve une exception : le Crabe à 2 pattes excite vivement la « curiosité » de la Seiche qui se précipite, tourne autour de lui en allongeant prudemment les tentacules comme si elle voulait le « lécher » à travers la glace de l'aquarium (voir photographie, pl. X) et finalement elle s'enfuit coléreuse ou apeurée pour s'enfoncer dans le sable. Au-delà de 2 pattes, le Crabe est sûrement reconnu, mais nous n'avons jamais reconnu de franches attaques, le sujet manifestant plutôt sa crainte au passage du Crabe qui évolue à une vitesse faible, inaccoutumée.

Le graphique des réactions de la Seiche au déplacement d'un Crabe à la vitesse de 5 cm/s est différent du précédent : ici apparaissent les attaques (jusqu'à 70 % de réponses positives). Les réactions oculaires sont très constantes : de 90 à 100 % de réponses. Les mouvements généraux et les attaques sont traduits sur la courbe par une croissance régulière qui est fonction du nombre de pattes laissées au Crabe. Comme dans le cas précédent nous constatons que le Crabe complètement amputé déclenche des réactions de crainte et qu'une paire de pattes provoque la « curiosité » avec en plus, ici, un début d'attaque. Avec l'augmentation du nombre des pattes les mouvements généraux croissent jusqu'à 100 % et les attaques atteignent 70 % avec le Crabe de 8 pattes. Avec une Seiche particulièrement active nous avons prolongé l'expérience au-delà des limites habituelles ce qui nous permit d'observer en quelques minutes 7 attaques violentes (pl. X).

Si la vitesse est portée à 25 cm/s nous obtenons des résultats qui ne ressemblent en rien à ceux que nous venons de commenter : il n'y a plus de croissance en fonction du nombre des pattes et les 3 courbes représentant les mouvements oculaires, les mouvements généraux et les mouvements de translation sont sensiblement parallèles à l'axe des abscisses, ce qui signifie que le Crabe est toujours mal reconnu, qu'il ait 0, 2 ou 8 pattes. Pour cette vitesse les réactions oculaires oscillent entre 40 et 70 %.

Source : MNHN, Paris

Quant aux autres réactions elles sont nettement négatives (10 à 30 % de réponses).

En résumé le Crabe est reconnu aux vitesses faibles et moyennes s'il a au moins 2 paires de pattes; s'il est totalement amputé la Seiche est effrayée; elle cherche à le reconnaître s'il présente une paire de pattes. Aux faibles vitesses (1 cm/s) les réactions sont plutôt craintives cependant. Aux vitesses modérées (5 cm/s) les attaques sont fréquentes. Aux vitesses plus grandes (25 cm/s) le Crabe ne semble jamais reconnu quel que soit le nombre de pattes; le pourcentage des réactions oculaires est plus bas que précédemment et l'on observe uniquement des réactions de crainte.

***

Nous avons contrôlé ces expériences quantitatives par des observations de l'animal dans le bac de réserve. Si nous donnons en pâture à des Seiches un Crabe encore vivant, entièrement dépourvu de ses pattes, il n'est pas toujours attaqué (2 fois sur 4 essais) : ou bien les Seiches n'y touchent pas, bien qu'il soit vu et qu'un peu de sang diffuse dans l'eau, ou bien il est attaqué de façon inhabituelle : au lieu d'être maîtrisé en une fraction de seconde il est capturé assez mollement et il est restitué non pas au bout d'une demi-heure, soigneusement nettoyé intérieurement, réduit à la partie dorsale de sa carapace, comme c'est habituellement le cas, mais après une dizaine de minutes seulement et grignoté sur le côté.

Avec un Crabe vivant possédant une paire de pattes nous avons une proie très mobile qui attire tout de suite les Seiches. Pourtant l'attaque n'est pas non plus classique : comme dans la cuve d'expériences avec un Crabe mort à 2 pattes, la Seiche allonge ses tentacules et le tâte avant de s'en emparer, sans aucune brusquerie.

A partir de 2 paires de pattes le Crabe vivant provoque dans tous les cas, même si la Seiche a été nourrie depuis peu, le réflexe de capture instantanée : la Seiche s'oriente dans l'axe de la proie, se balance verticalement durant une seconde ou deux, bondit à une grande vitesse et, déployant ses tentacules, saisit le Crabe, généralement par derrière. Alors il écarte les pinces et les pattes, immobilisé en un clin d'œil dans un position sans danger pour la Seiche dont les tentacules se resserrent. Entre le moment où le Crabe est heurté et le moment où il est maîtrisé il s'écoule un temps extrêmement court, 1/10 de seconde tout au plus.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE III

GRANDEUR ET COULEUR DE L'ATTRAPE INFLUENCE DU FOND

En 1955, nous avons étudié l'influence sur *Sepia* de la dimension de l'attrape, celle de sa couleur et celle du fond devant lequel elle se déplace (4e, 5e et 6e séries d'expériences).

APPAREILLAGE

A la suite de certains inconvénients que présentait le système de déplacement en va-et-vient de l'attrape, utilisé en 1954, nous avons réalisé pour notre second stage un dispositif rotatif.

Sur une planche de 50 cm × 30 cm est fixé un pylône à trois pieds en cornières de 24 cm supportant un axe tournant vertical mû par un petit moteur électrique de la Western Electric Company, de 115 volts, 60 cycles, 11 watts, à forte démultiplication (démultiplication à engrenages incorporée dans le carter du moteur) effectuant 1 tour en 2 minutes environ, remarquablement régulier. L'axe vertical porte un bras télescopique horizontal qui soutient l'attrape. Celle-ci se déplace circulairement dans un plan horizontal devant la glace de la cuve d'expériences; un système de caches empêche la Seiche de voir le mécanisme en mouvement et masque toute la partie non frontale du trajet de l'attrape (pl. XI).

Nous avons utilisé, pour la série d'expériences relative à la dimension de l'attrape et celle concernant la couleur, 2 vitesses différentes : une vitesse modérée, voisine de celle qui nous donnait l'an dernier le maximum de réactions positives (3,9 cm à la seconde, soit 11° par seconde de temps pour un mobile situé à 25 cm des yeux du sujet), et une vitesse assez faible : 1,5 cm/s, soit 3°30′/s environ. Les grandes vitesses n'ont pas été employées, car elles ne permettent pas une bonne visibilité du mobile; quant aux vitesses très faibles, elles ne provoquent pas assez de réactions. Pour la dernière série (influence du fond), seule la vitesse modérée a été utilisée.

Source : MNHN, Paris

Ces deux vitesses sont obtenues grâce à un jeu de deux poulies calées sur l'axe tournant de l'appareillage.

Pour rendre l'éclairage uniforme tout au long de la journée, nous avons toujours baissé, pendant les expériences, le store en bois de la fenêtre du laboratoire, ce qui réduisait considérablement la lumière du jour; en même temps une lampe de 100 watts était allumée au plafond de façon à créer une ambiance lumineuse assez uniforme. De plus le faisceau d'une lampe très diffuse de 40 watts était projeté sur l'aire de déplacement de l'attrape, la lampe étant à 40 cm de celle-ci (nous avons constaté qu'il n'y avait pas avantage à employer une source lumineuse plus puissante, car l'animal ébloui ferme presque complètement les yeux).

CONDUITE DES EXPÉRIENCES

Les cuves d'expériences, de 60 litres environ, sont à eau aérée sous pression, constamment renouvelée. Afin de pouvoir observer la réaction particulière de « souffler du sable », on y a mis un fond sableux de 1 centimètre.

L'animal doit être introduit dans la cuve d'expériences avec beaucoup de douceur (à la main si possible), sans brusquerie afin d'éviter une émission de noir de Seiche. Il faut de toute façon au moins une heure de repos pour que la Seiche reprenne son calme. Nous avons déjà insisté sur la durée considérable du temps mort nécessité par le repos préalable de la Seiche, ce qui réduit considérablement le nombre des mesures, mais toutes les expériences du second stage ont été faites sur dix sujets (soit 50 mesures par point des courbes), grâce au repos simultané de 4 Seiches : en effet, les aquariums d'expériences sont au nombre de deux, et chacun est divisé par une cloison en matière plastique inattaquable à l'eau de mer et opaque. Les 4 Seiches une fois introduites dans leur compartiment individuel, les glaces sont masquées par des caches en carton afin de ne pas effrayer les Seiches, très peureuses, par les allées et venues au cours de la préparation matérielle de l'expérience. 10 à 15 minutes avant de commencer avec le premier sujet, on démasque la fenêtre du compartiment qui contient l'animal sur lequel on doit expérimenter; de cette façon aucun des trois autres n'est influencé par l'expérience. Quand on a fait une série de mesures sur une première Seiche, on démasque le champ visuel de la Seiche suivante (et le sien seulement), et ainsi de suite, l'appareillage étant déplacé de proche en proche, par glissement sur un long banc, ainsi que la lampe de 40 watts.

Un grand cache, percé d'une fente horizontale destinée à l'observation des sujets, empêche l'animal de voir l'observateur qui évite de toute façon d'opérer en blouse blanche et de faire trop de gestes.

On note les réactions par une notation algébrique conventionnelle à chaque passage de l'attrape sur une petite fiche provisoire. Au bout de cinq passages on fait la moyenne et on note la réaction sur la fiche définitive. Fait particulier, les réactions n'ont pas été aussi violentes que dans nos premières séries d'expériences, en raison des caractéristiques des mobiles

Source : MNHN, Paris

utilisés cette fois, et tout au plus avons-nous constaté quelques poursuites sans attaques, en ce qui concerne les réactions positives, et des retraits sans fuite réelle de l'animal, pour ce qui est des réactions négatives.

QUATRIÈME SÉRIE D'EXPÉRIENCES

Des reproductions photographiques de *Carcinus moenas* nous ont permis d'étudier les réactions de la Seiche au passage d'attrapes de tailles différentes. Les 5 reproductions de Crabe utilisées (pl. XII) avaient respectivement une largeur de céphalothorax de : 0,7; 1,7; 3,5; 7,5 et 13,5 cm, soit, en amplitudes angulaires : 1°30′, 3°30′, 8°, 17° et 28°30′.

Largeur en cm. / en d°.	0,7 / 1°30′	1, 75 / 3°30′	3,5 / 8°	7,5 / 17°	13, 5 / 28°30′
1° V = 11°/s					
R. oculaires	45	30	45	65	55
Mouv. généraux.	20	25	30	45	5
2° V = 3°30′/s					
R. oculaires	45	55	45	40	40
Mouv. généraux.	30	15	20	10	10

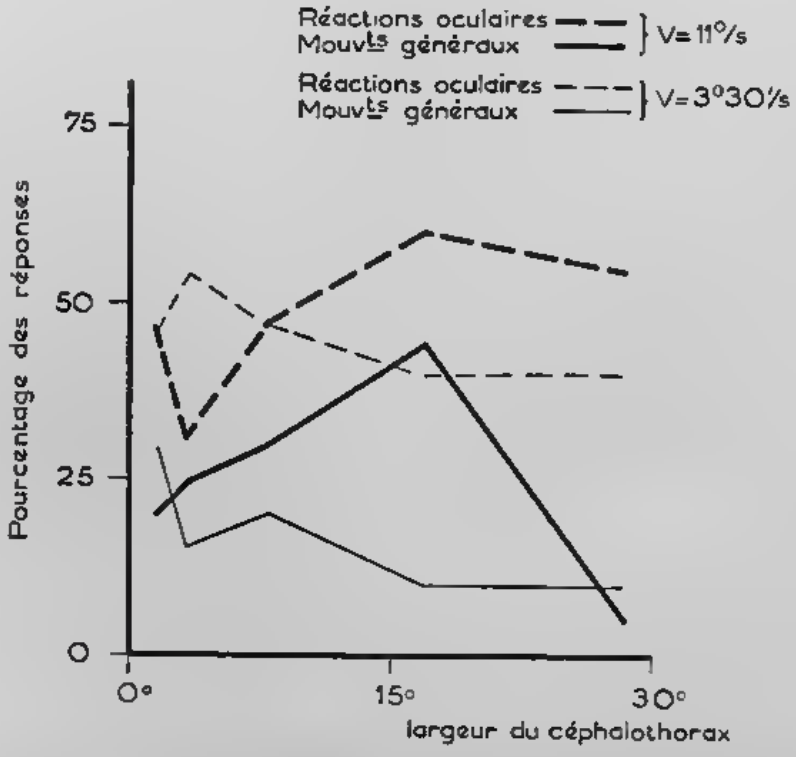


Fig. 26. — Mouvement uniforme, trajectoire horizontale de photographies découpées de Crabe. Pourcentage des réponses de *Sepia* en fonction de la largeur du céphalothorax. 10 sujets, 5 mesures par sujet.

Source : MNHN, Paris

Résultats

Avec une vitesse moyenne de translation de 11°/s, les variations de pourcentages des réactions oculaires sont faibles (de 40 % avec le Crabe de 0,7 cm à 65 % avec le Crabe de 7,5 cm de largeur de céphalothorax). Mais les mouvements généraux du corps de la Seiche subissent de grandes variations : la Seiche réagit peu avec les petits Crabes (20 % de réactions positives), et beaucoup plus avec les Crabes de taille moyenne (45 % de réactions positives); ensuite des réactions négatives s'ajoutent aux réactions positives quand on utilise le Crabe de grande taille (céphalothorax de 13,5 cm), ce qui abaisse le pourcentage des réactions positives à 5 %. Ici il faut remarquer que les réactions de la Seiche à une grande attrape sont différentes de celles de la Perche à une grosse sphère. Chez cette dernière les réactions de fuite deviennent de plus en plus nettes à mesure que croît l'attrape; il s'agit là d'un comportement très simple par conséquent. Au contraire dans une expérience similaire, nous avons observé que le comportement de la Seiche est extrêmement complexe chez certains sujets (30 % environ) qui semblent partagés entre deux tendances : ou bien fuir, ou bien examiner de plus près l'attrape qui passe. L'on peut voir alors la Seiche se cacher dans le sable, aussitôt se dresser sur l'extrémité des tentacules, se cacher encore et se redresser pour se mettre à tourner plusieurs fois sur elle-même. Elle manifeste en un mot la plus grande agitation.

Avec une vitesse plus faible (3°30'/s), les mouvements généraux sont de moins en moins marqués à mesure qu'augmente la largeur du céphalothorax; autrement dit, les réactions sont assez fortement positives pour les petits Crabes se déplaçant lentement (voir fig. 26) (1).

CINQUIÈME SÉRIE D'EXPÉRIENCES

Des silhouettes de Crabe sont découpées dans des papiers de Hering afin d'étudier l'influence de la coloration du mobile.

Résultats

Quelle que soit la vitesse de translation du mobile (11°/s et 3°30'/s), les réactions oculaires ont la même fréquence avec toutes les couleurs

(1) Des expériences sur *Octopus* méritent d'être mentionnées ici : Goldsmith (cité par Boycott, 1954) a testé la discrimination des dimensions par ces animaux en jetant à la fois dans leur citerne deux carrés de tailles différentes, sans accompagnement de nourriture, et en observant lequel *Octopus* attaquait. Les paires utilisées avaient les dimensions de : 2 et 4 cm, 3 et 5 cm, 3 et 6 cm, 5 et 10 cm, 10 et 20 cm. Or les grands carrés exercent plus d'attraits que les petits, sauf pour la paire de 10 et 20 cm qui provoque une attaque très lente ou nulle.

Source : MNHN, Paris

employées; mais en ce qui concerne les mouvements généraux, on observe, à la vitesse modérée, un maximum dans le bleu (aux environs de $\lambda = 500$ mμ) avec 30 % de réactions positives; ensuite une chute rapide dans le jaune (aux environs de $\lambda = 580$ mμ) avec 10 % de réactions négatives; enfin une

λ	460	500	550	580	660
1° V = 11°/s					
Réactions oc.	55	60	55	55	65
Mouv. généraux	15	30	20	-10	30
2° V = 3°30'/s					
Réactions oc.	55	55	55	60	40
Mouv. généraux	40	45	-5	10	5

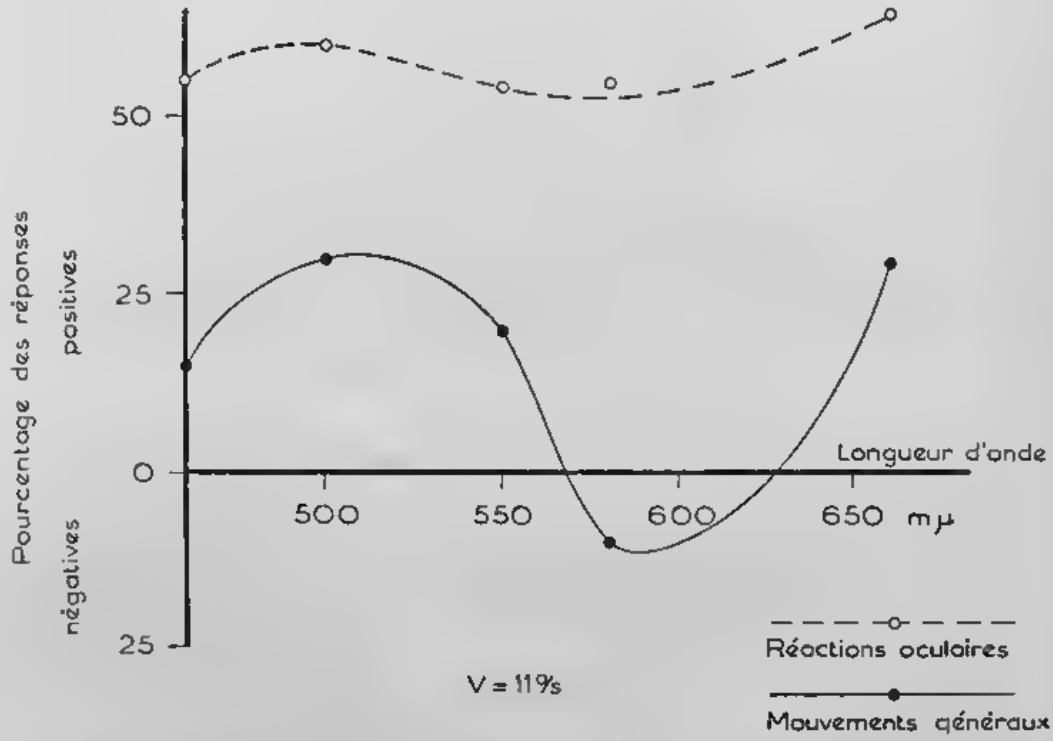


Fig. 27. — Mouvement uniforme, trajectoire horizontale de silhouettes de Crabes découpées dans des papiers colorés de Hering. Pourcentage des réactions de la Seiche en fonction de la longueur d'onde approximative. 10 sujets, 5 mesures par sujet.

remontée dans le rouge (aux environs de $\lambda = 660$ mμ), avec 30 % de réactions positives. Nous obtenons des variations analogues en utilisant la vitesse faible : maximum de mouvements généraux dans le bleu (45 % de réactions positives), minimum dans le vert clair (5 % de réactions négatives) et remontée dans le rouge (5 % de réactions positives), voir figure 27.

Source : MNHN, Paris

SIXIÈME SÉRIE D'EXPÉRIENCES

Dans cette série nous avons étudié l'influence du fond sur lequel se déplace l'attrape. Deux photographies de Crabe ont servi d'attrape (7,5 et 3,5 cm de largeur de céphalothorax) et la vitesse utilisée a été de 11°/s.

Résultats

L'attrape se déplaçant sur fond blanc uni est beaucoup plus stimulante que lorsqu'elle se déplace sur n'importe quel fond rayé verticalement; notamment les fines rayures (1 mm) provoquent 15 % de réactions négatives pour un Crabe de taille moyenne; pour un Crabe plus petit, le fond semble jouer peu de rôle.

EXPÉRIENCES COMPLÉMENTAIRES

En déplaçant l'attrape à la main, nous avons constaté que les trajectoires sinusoïdales et le va-et-vient horizontal provoquent uniquement des réactions négatives. Un mouvement oscillant de la photographie de Crabe combiné à son mouvement de translation horizontal (ce qui imite grossièrement la démarche d'un Crabe, fig. 28) donne de bonnes réactions positives. Mais dans les meilleures conditions de dimension et de trajectoire, une attrape reproduisant fidèlement un Crabe ne paraît jamais être confondue avec un *Carcinus* réel, même mort, car nous n'avons jamais obtenu d'attaque avec nos reproductions, ce qui semble indiquer, étant donnée l'exactitude de la photographie, que la Seiche possède une bonne perception stéréoscopique des formes.

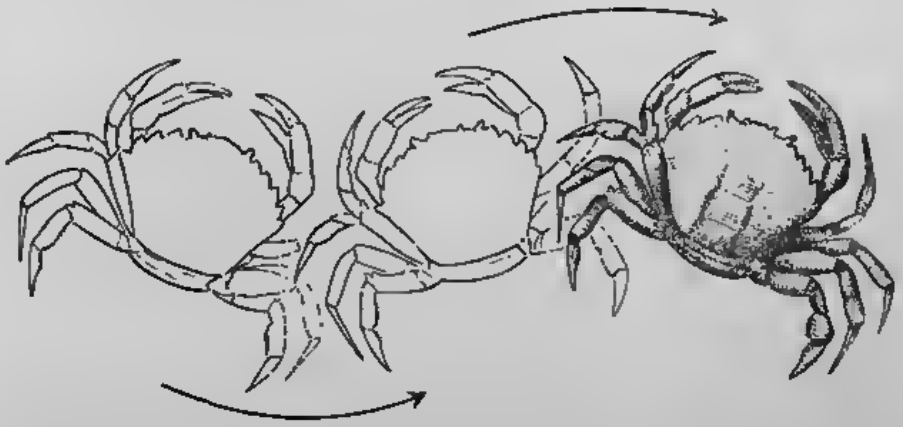


Fig. 28. — Mouvement oscillant d'une photographie de Crabe combiné au mouvement de translation horizontal, forme de trajectoire la plus stimulante pour la Seiche.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE IV

CONCLUSIONS SUR LA PERCEPTION VISUELLE DU MOUVEMENT CHEZ LA SEICHE

La Seiche est sensible au déplacement des objets dont la vitesse de translation se situe entre 7°/s et 80°/s. La forme du mobile a une importance considérable sur le déclenchement des réactions, plus encore que la grandeur de l'objet. La forme de la trajectoire et la couleur de l'objet ont une importance secondaire. Quant au fond devant lequel l'attrape se meut, il ne semble pas jouer de rôle important s'il s'agit de rayures noires verticales. Cependant les rayures fines (1 mm) sont défavorables à l'obtention de réactions positives et causent souvent des réactions négatives.

I. — CARACTÉRISTIQUES ESSENTIELLES DE L'OBJET EN MOUVEMENT

1° Forme.

La Seiche répond de façons très différentes au mouvement des objets selon la forme de ceux-ci. Ainsi elle dédaigne ou fuit les formes arrondies, alors qu'elle est attirée par les formes anguleuses. Cependant un Crabe découpé dans du papier noir n'est pas plus stimulant qu'un carré noir barré de quatre traits; il en est de même de photographies de Crabes qui provoquent des réactions comparables à celles que l'on obtient avec des formes anguleuses découpées dans du papier noir.

Un Crabe réel, mort, est facilement reconnu quand il est déplacé mécaniquement, à condition de posséder au moins deux paires de pattes. S'il a seulement une paire de pattes, les sujets en expérience ont des réactions de crainte ou de « curiosité ». S'il a plus de deux paires de pattes, il y a de nombreuses attaques. Il faut remarquer que ces réactions ne se présentent ainsi qu'à la condition que la vitesse de translation soit voisine de celle d'un Crabe réel.

Source : MNHN, Paris

2° Vitesse.

La Seiche réagit bien au mouvement uniforme d'un disque noir de 40 mm de diamètre dont la trajectoire est rectiligne et horizontale, si sa vitesse angulaire de translation est comprise entre 7'/s et 80°/s. A ces vitesses le mouvement est nettement perçu, ce qui nous est signalé par de bonnes réactions oculaires. Le mouvement de l'attrape produit le maximum d'effets positifs pour une vitesse de 7°/s, tandis que les plus nombreuses réactions négatives se produisent à des vitesses angulaires comprises entre 40° et 60°/s.

Bien que la Seiche reconnaisse les formes des objets, il faut convenir qu'elle réagit essentiellement en fonction de la vitesse du mobile. Ainsi un Crabe mort, possédant toutes ses pattes (donc parfaitement reconnaissable) ne provoque que des fuites si on le fait se déplacer à une grande vitesse (32°/s par exemple).

3° Dimension.

Sepia officinalis réagit positivement à des reproductions photographiques de Crabe de tailles différentes. Les dimensions les plus voisines d'un Crabe réel sont celles qui conviennent le mieux, combinées à une vitesse modérée, pour l'obtention de réactions positives. Les petites dimensions laissent le sujet indifférent, et les très grandes dimensions déclenchent un comportement bizarre : la Seiche tend à la fois à fuir et à se rapprocher de l'attrape.

Si nous utilisons une vitesse faible, ce sont les petites dimensions qui sont les plus stimulantes.

II. — CARACTÉRISTIQUES SECONDAIRES DE L'OBJET EN MOUVEMENT

1° Forme de sa trajectoire.

La forme de la trajectoire du mobile a, sur les réactions de la Seiche, une action à peu près nulle. Mais les trajectoires complexes (sinusoïdale et de va-et-vient) sont moins favorables que la translation horizontale à mouvement uniforme pour l'obtention des réactions positives, et le mouvement oscillant, combiné à un mouvement de translation, donne de bonnes réactions positives si l'attrape employée est une photographie de Crabe.

Source : MNHN, Paris

2° Couleur.

Des silhouettes de Crabe découpées dans des papiers de Hering, se déplaçant dans le champ visuel de la Seiche déclenchent surtout des réactions positives avec les couleurs bleu-vert et rouge. Il y a un minimum de réactions dans le vert clair et le jaune vif.

On peut penser que la couleur bleu-vert se rapproche de celle des *Carcinus*, et que la couleur rouge est celle des Araignées de mer : autrement dit la Seiche serait sensible à des couleurs existant chez des Crabes réels. Il est probablement plus raisonnable d'envisager une autre explication en tenant compte que de nombreuses expériences ont déjà montré que les Céphalopodes ne sont pas très sensibles á la couleur. Si l'on examine une reproduction en noir et blanc photographiée sur plaque panchromatique, des modèles découpés dans des papiers de Héring que nous avons utilisés (pl. XII), on s'aperçoit que les silhouettes se détachant sur fond blanc sont plus pâles pour les longueurs d'onde 550 et 580. Ainsi la chute que l'on observe dans la courbe de la figure 27 serait due au faible contraste entre l'attrape et le fond pour ces couleurs, et non à une influence de la longueur d'onde. La Seiche est en effet très sensible à la forme bien marquée des objets, et le contraste entre l'attrape et le fond, particuliérement dur pour le premier et le dernier Crabes découpés, doit rendre ces deux attrapes plus stimulantes que les autres.

***

En somme *Sepia officinalis* ne réagit positivement de façon très nette que si l'objet en mouvement a une forme, une dimension et une vitesse de translation bien déterminées, ces caractéristiques devant autant que possible se rapprocher de celles d'un Crabe.

Il est intéressant de constater qu'une photographie reproduisant exactement un Crabe n'est jamais confondue par la Seiche avec un *Carcinus* réel, puisque les réactions positives ne sont jamais des attaques, dans le cas de la photographie, même si l'on expérimente dans les meilleures conditions (choix de la dimension de la reproduction et de la vitesse de translation). Cette constatation indique que chez la Seiche, en plus de la perception des contours, la perception du relief intervient dans le comportement.

Source : MNHN, Paris

QUATRIÈME PARTIE

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE PREMIER

COMPARAISON ENTRE LA PERCHE ET LA SEICHE

Nous avons étudié les réactions de la Perche et de la Seiche au mouvement des objets en faisant varier l'une ou l'autre des caractéristiques du mobile : sa vitesse, la forme de sa trajectoire, etc. Nous allons établir une comparaison entre les deux espèces, en nous bornant à revenir sur les points principaux de notre étude : action sur la Perche et sur la Seiche de la vitesse du mobile, de la forme de sa trajectoire, de la forme et de la dimension de l'attrape. Le problème de la couleur du mobile ne sera pas évoqué ici : tout ce que nous pouvons dire à ce sujet, c'est que la Perche paraît plus sensible que la Seiche à la couleur, la couleur rouge étant plus stimulante que toute autre chez la Perche, tandis que la Seiche serait plutôt sensible aux valeurs de contraste des teintes de l'objet. Enfin nos résultats concernant le type de fond sur lequel le mobile se déplace sont trop fragmentaires pour être rappelés dans ce chapitre; mais la question doit être reprise ultérieurement.

Un premier point, important, doit être souligné dans cette comparaison : c'est que le mouvement de l'objet est généralement nécessaire chez ces deux espèces pour qu'il y ait des réactions, non seulement chez la Perche (1), peu sensible à la forme, mais aussi chez la Seiche qui possède, nous venons de le voir, une bonne perception des formes : par exemple si nous appliquons un Crabe vivant contre la glace d'un aquarium, très souvent il n'y a pas de réaction particulière de la Seiche qui s'y trouve, tant que nous empêchons le mouvement des pattes du Crabe en le pressant fortement sur la glace; mais si nous relâchons un tant soit peu notre pression, ses pattes se mettent à s'agiter, et le comportement de la Seiche se modifie brusquement : elle passe, en une seconde, de l'indifférence à l'attaque.

(1) Un petit rectangle de papier rouge, collé sur la paroi d'un aquarium, laisse les Perches indifférentes; la chute accidentelle de ce rectangle déclenche immédiatement une réaction d'approche chez plusieurs sujets.

Source : MNHN, Paris

ACTION DE LA VITESSE DU MOBILE

Chez les deux espèces étudiées, la vitesse du mobile est un facteur prépondérant : de lui dépendent, plus que de tout autre, l'importance des réactions, intenses, ou faibles, ou leur sens, positif ou négatif. Schématiquement, on peut dire que les vitesses faibles laissent le sujet aussi indifférent que s'il n'y avait pas de mouvement; que les vitesses modérées prodoquent le maximum de réponses positives; que les vitesses élevées véclenchent des réactions de crainte et qu'enfin les très grandes vitesses ne permettent pas une bonne vision du mobile, d'où l'indifférence du sujet. Cela est vrai pour la Perche, animal peu sensible aux différentes formes du mobile, comme pour la Seiche, espèce capable de distinguer diverses formes assez voisines les unes des autres.

La Perche répond au mouvement des objets, en fonction de leur vitesse de translation, d'abord par des réactions oculaires, puis par des mouvements de nageoires, ensuite par des mouvements du corps entier, et enfin par des poursuites (réactions positives) ou des fuites (réactions négatives). Il faut distinguer la poursuite lente (qui peut durer quelques secondes, sur un parcours de plusieurs dizaines de centimètres, et s'effectue à une vitesse très voisine de celle du mobile) de la poursuite suivie d'attaque, à une vitesse nettement supérieure à celle du mobile; dans ce dernier cas, le sujet cherche à mordre le mobile à travers la paroi transparente de la cuve d'expérience. S'il s'agit de réactions négatives, nous distinguons deux cas : ou bien le sujet rebrousse chemin brusquement au moment où l'attrape passe à sa hauteur, ou bien il fuit précipitamment quand il aperçoit l'attrape, mais sans changer de direction.

Chez la Seiche nous avons observé des réactions analogues: réactions oculaires (ouverture de la pupille et poursuite oculaire), mouvements du corps, ondulation de la nageoire, poursuite sans attaque et attaques (généralement très violentes), ou, au contraire, recul lent du sujet, enfouissement complet dans le sable, ou fuite rapide de l'animal.

Nous voyons donc que, qualitativement, le comportement de ces deux espèces peut être mis en parallèle quand nous considérons leurs réactions en fonction de la vitesse du mobile. Quantitativement il n'en est pas de même. L'étude quantitative des réactions de la Perche en fonction des vitesses d'une attrape sphérique montre que le seuil de la perception du mouvement est d'environ 2 cm/s (12°/s) pour la moitié des sujets, et seulement de 3°/s environ pour les sujets les plus sensibles. Chez la Seiche, ce seuil est beaucoup plus bas : elle perçoit le déplacement d'un mobile dont la vitesse n'est que de 7'/s. Autre différence considérable : chez la Perche, l'optimum des vitesses, celles qui sont susceptibles de déclencher le maximum de réactions positives, se situe entre 26°/s et 40°/s. Chez la Seiche, cet optimum n'est que de 7°/s. Mais, chez ces deux espèces, toutes les réactions au déplacement du mobile cessent pour des vitesses angulaires très voisines, comprises entre 75°/s et 80°/s.

Source : MNHN, Paris

Voici enfin une constatation qui oppose les deux espèces étudiées ; les vitesses du mobile qui permettent d'obtenir de fortes réactions positives (poursuites, attaques) chez la Perche sont très différentes suivant que l'on fait circuler le mobile dans l'eau ou hors de l'eau : élevées dans le premier cas, modérées dans le second (ce qui s'explique, car la Perche, animal peu « visuel », perçoit surtout le mouvement des objets par sa ligne latérale, perception qui exige des vitesses élevées). Au contraire, chez la Seiche, espèce *visuelle*, les vitesses optima que nous avons enregistrées, quand l'attrape circule hors de l'eau, correspondent à peu près aux vitesses ordinaires de déplacement d'un Crabe dans les conditions naturelles, c'est-à-dire dans l'eau.

ACTION DE LA FORME DE LA TRAJECTOIRE

Nous n'avons observé que de faibles différences dans les réponses de la Perche en fonction des diverses trajectoires employées, que celle-ci soit horizontale et de mouvement uniforme, verticale et périodique, sinusoïdale, saccadée ou en « nage de Daphnie ». Cependant la trajectoire horizontale à mouvement uniforme ne déclenche pas de réactions de fuite avec un mobile de taille assez petite (sphère de 7 mm de diamètre) : si avec une attrape de ce diamètre les vitesses sont élevées, nous constatons l'indifférence du Poisson, et non des réactions négatives comme c'est le cas avec n'importe quelle autre forme de trajectoire.

Chez la Seiche, la forme de la trajectoire semble jouer un rôle un peu plus important que chez la Perche : les trajectoires complexes (sinusoïdales, saccadées, en va-et-vient horizontal) provoquent des réactions négatives avec des attrapes (photographies de Crabe) qui donnent de bonnes réactions positives si l'on emploie une trajectoire horizontale à mouvement uniforme. Le mouvement oscillant, combiné à un mouvement de translation (imitation schématique de la démarche d'un Crabe) donnent fréquemment des réponses positives.

ACTION DE LA FORME DU MOBILE

L'action de la forme du mobile est assez faible chez la Perche dont les réponses varient très peu si nous utilisons une attrape sphérique, cubique ou tétraédrique. Cependant si nous substituons à ces formes géométriques simples des formes complexes, nous obtenons des réponses positives un peu plus nombreuses et plus violentes que précédemment, mais, chose curieuse, une attrape anguleuse est tout aussi stimulante qu'un poisson artificiel. Au contraire la Seiche est très sensible aux variations de forme de l'attrape ; elle est nettement plus attirée par les formes anguleuses en mouvement

Source : MNHN, Paris

que par les formes arrondies. Et même, un Crabe réel, amputé, est plus ou moins bien reconnu suivant le nombre de pattes qu'on lui laisse : il faut qu'il ait au moins deux paires de pattes pour être franchement reconnu, A cette bonne perception des contours, la Seiche ajoute, sans aucun doute, une bonne perception du relief des objets. En effet, elle ne confond pas un Crabe réel (même s'il est mort) avec une fidèle reproduction photographique de *Carcinus*.

ACTION DE LA DIMENSION DU MOBILE

Elle est importante chez les deux animaux que nous avons étudiés. Si nous mettons en mouvement, dans le champ visuel de la Perche, des sphères de différents diamètres, nous voyons que les sphères très petites (2 mm de diamètre) sont peu ou pas stimulantes; les sphères petites (4 et 7 mm) donnent les meilleures réactions positives, tandis que les grosses sphères (20 mm et plus) provoquent des fuites. Chez la Seiche, extrêmement sensible à la forme de l'attrape, nous avons dû, pour réaliser une expérience comparable, dans les meilleures conditions possibles, renoncer à une attrape de forme géométrique, et mettre en mouvement des reproductions photographiques de Crabes de grandeurs différentes. Les résultats obtenus avec la Seiche peuvent être comparés avec ceux que nous avons obtenus chez la Perche : un très petit Crabe est peu stimulant, les dimensions intermédiaires, voisines de celles d'un vrai Crabe, sont les plus favorables, enfin les grandes reproductions photographiques provoquent des réactions négatives.

Cependant, dans le cas des réponses négatives, les réactions sont beaucoup plus complexes chez la Seiche que chez la Perche : il y a chez *Sepia* pour les attrapes de grande taille une véritable superposition de réactions positives et négatives.

RÉSUMÉ

En résumé, nous dirons que chez la Perche, le mouvement est stimulant en tant que tel, indépendamment de la forme du mobile : le mouvement de n'importe quoi peut déclencher des réactions positives. Chez la Seiche, au contraire, le mouvement à lui seul ne suffit pas à déclencher de fortes réactions, car la perception de la forme intervient dans le psychisme de cette espèce, la vitesse du mobile demeurant de toute façon le facteur prépondérant pour les deux espèces.

La dimension de l'objet joue un rôle aussi important chez la Perche que chez la Seiche, tandis que la forme de la trajectoire du mobile a un rôle secondaire, surtout chez la Perche.

***

Source : MNHN, Paris

Comme nous l'avons dit au début de ce chapitre, le mouvement est nécessaire, chez les deux espèces, pour déclencher des réactions. Mais on est frappé par la différence qui sépare la Perche de la Seiche dans leur façon de répondre au mouvement des objets si nous analysons leur comportement.

Les réactions se présentent de façon simple, chez la Perche : réactions oculaires, poursuites ou fuites, avec bien peu de réactions émotives, à part certaines attitudes de crainte caractéristiques (le sujet se presse, nageoire dorsale baissée, au fond de la cuve, contre une paroi, ou encore cherche à se cacher) et aussi, de temps à autre, un léger changement de nuance. Chez la Seiche les réactions oculaires, les attaques ou les fuites se compliquent de manifestations émotionnelles : brusque ouverture des pupilles, changements rapides de coloration, modification dans la disposition des bandes colorées, mouvements très vifs dans les attaques et les fuites, action de souffler du sable, etc. Ceci va nous amener à affirmer que dans le domaine de la perception des formes et du mouvement, la Seiche est d'un niveau psychique plus élevé que la Perche. Si nous considérons non seulement la durée des souvenirs, les possibilités d'apprentissage des Céphalopodes ou leur comportement dans les problèmes de détour, mais encore leurs comportements au cours de nos expériences, *Sepia*, par ses réactions émotives nous paraît devoir être classée, au point de vue psychique, parmi les animaux supérieurs (notons en passant que Piéron classe les Céphalopodes au voisinage des Reptiles au point de vue psychique). Les animaux inférieurs ne perçoivent que des signes : ombres, chocs, mouvements perçus visuellement, etc; la Seiche perçoit des *objets*, objets qui ont pour cet animal des propriétés visuelles déterminées : ses réactions émotives sont liées à des perceptions d'objets ou d'être vivants reconnus comme favorables : par exemple proie, ou au contraire comme dangereux : ennemi possible. Ces réactions se produisent quand l'animal, placé dans une situation biologiquement importante est susceptible de choisir les moyens de répondre : souvenons-nous des réactions complexes de certaines Seiches au passage d'un Crabe de dimension supra-normale. Nous n'avons jamais constaté de réactions émotives à un tel degré chez les Perches au passage de sphères de 20 ou 30 mm de diamètre : le plus souvent il y avait fuite du sujet, purement et simplement, sans la moindre hésitation.

Du point de vue quantitatif, nous noterons enfin que les pourcentages des poursuites sont beaucoup plus importants chez la Seiche (maximum 70 %) que chez la Perche (maximum 25 % seulement). Si nous rappelons que nos expériences en série se sont toujours rapportées à des réactions à la perception strictement visuelle du mouvement, nous pouvons en conclure que la Seiche est un animal plus « visuel » que la Perche.

Il faut néanmoins reconnaître une ressemblance dans les comportements des deux espèces : c'est la facilité avec laquelle on obtient chez l'une comme chez l'autre des réactions négatives franches. Les réactions positives ne s'obtiennent que dans des conditions bien déterminées : pour la Perche il faut choisir une vitesse du mobile convenable et une dimension de l'attrape dans des limites assez étroites, pour la Seiche il faut faire un choix de la vitesse de translation et de la forme du mobile. Inversement, si l'on désire obtenir des réactions négatives (et elles furent toujours de beaucoup les

Source : MNHN, Paris

plus nombreuses dans l'ensemble de nos expériences sur la Perche et sur la Seiche), point n'est besoin de précautions spéciales : il suffit par exemple d'une grande vitesse du mobile ou d'une taille excessive de l'attrape, pour faire apparaître des réactions de fuite. Nous avons même obtenu des fuites fréquentes de la Seiche en faisant circuler dans son champ visuel un Crabe mort, pourvu de toutes ses pattes, et parfaitement reconnaissable par conséquent, dès que sa vitesse de translation devenait inhabituelle.

A propos de réactions négatives nous devons rendre compte d'une contradiction entre nos résultats et ceux d'autres auteurs : MINKIEWICZ sur l'Ablette et la Mouche *Fannia* et les FISCHER sur les Syrphes. Ces auteurs ont toujours obtenu des réponses négatives pour des vitesses faibles (il s'agit même du seuil selon MINKIEWICZ). De notre côté nous avons montré que les vitesses basses ne déclenchent jamais de réactions négatives chez la Perche. Chez la Seiche, la reconnaissance des formes complique la question, mais il semble que les vitesses très faibles laissent les sujets indifférents. Nous pensons que les résultats obtenus par MINKIEWICZ, sur l'Ablette notamment, ne peuvent être probants : il faut un appareillage très soigné et des précautions extrêmes pour se mettre à l'abri de certaines erreurs; par exemple la Perche qui, habituellement, ne réagit pas aux faibles vitesses du mobile, peut prendre accidentellement une attitude craintive au début d'une telle expérience, et l'on risque de noter alors une réponse négative. En ce qui concerne les Syrphes sur lesquels les FISCHER ont expérimenté, il est possible que les réactions aux objets en mouvement ne suivent pas les mêmes lois chez les Syrphes d'une part, les Perches et les Seiches d'autre part.

Ce problème, encore obscur, des réponses aux faibles vitesses exige une étude systématique.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE II

VUE D'ENSEMBLE SUR LA PERCEPTION DU MOUVEMENT

Schématiquement la perception du mouvement par la vue permet de signaler à l'animal un ennemi, ou bien un partenaire sexuel, ou encore une proie. Dans le premier cas (possibilité d'un ennemi) le sujet réagit négativement. Il s'agirait, selon l'expression de PRECHT, d'actions instinctives non liées à des tendances, ou peut-être s'agit-il d'une tendance latente constamment susceptible de passer à l'acte? Dans les deux autres cas (recherche du partenaire et prédation), le sujet répond positivement, et ici la perception visuelle se rattacherait selon PRECHT à des actions instinctives liées à des tendances (nous préférerions dire : liées à des besoins).

Il est nécessaire d'insister une fois de plus sur un fait qui nous semble important : les réactions négatives ont toujours été les plus nombreuses et les plus faciles à obtenir au cours de nos expériences. On remarquera d'ailleurs que ces réactions négatives se rencontrent chez toutes les espèces animales douées de vision, des Mollusques et des Echinodermes aux Vertébrés supérieurs, tandis que les réactions positives au mouvement sont beaucoup moins faciles à déclencher que les réactions négatives et semblent plus rares dans le Règne animal, surtout chez les groupes peu évolués : ainsi les Oursins réagissent négativement au passage d'une ombre portée, de même que les Limnées. *Pecten* fuit rapidement devant tout objet mobile rappelant une Étoile de mer (mouvements des doigts de la main par exemple). Chez les Céphalopodes, et notamment l'espèce que nous avons étudiée, bien que les réactions positives au mouvement soient par rapport aux réactions de crainte assez importantes (dans l'instinct de prédation par exemple), les réactions négatives au mouvement demeurent les plus nombreuses. Les Arthropodes sont vite apeurés par tout ce qui bouge, en dépit de fortes réactions positives dans des cas bien déterminés. Quant aux Vertébrés : les Poissons, les Batraciens et même les Oiseaux et les Mammifères, on sait combien sont peureux les représentants de ces groupes : ils sont effrayés par le moindre mouvement soudain, et leurs réactions au mouvement sont donc beaucoup plus souvent négatives que positives.

Source : MNHN, Paris

Ainsi, d'après nos observations et celles de nombreux auteurs, le mouvement des objets nous apparaît comme essentiellement générateur de crainte pour l'animal. Il suffit de se promener en forêt pour s'en rendre compte : d'une façon générale, l'approche d'un promeneur fait fuir les animaux.

Si un mouvement quelconque provoque presque à coup sûr une fuite, il faut toujours, pour obtenir une réaction positive, faire un choix de la dimension du mobile et de sa vitesse de translation, il faut même dans certains cas une forme appropriée, ce qui donne l'impression que les réactions positives obéissent à des lois plus complexes que les réactions négatives. Cependant il faut remarquer que, toutes conditions expérimentales demeurant inchangées, il peut suffire d'une variation dans les conditions biologiques pour qu'il y ait passage des réactions négatives aux réactions positives. Ainsi lorsque nous mettons de nouvelles Perches dans notre aquarium d'élevage, il faut plusieurs jours pour que les sujets n'adoptent plus d'attitudes craintives. Au bout d'un certain temps, non seulement ils ne semblent plus inquiétés par les gestes de l'expérimentateur, mais ils présentent spontanément des réactions positives, surtout s'ils sont demeurés pendant quelques jours sans s'alimenter : le plus bel exemple à ce sujet est celui d'une dizaine de Perches, n'ayant pas pris de repas depuis une semaine et se précipitant vers un visiteur en blouse blanche qui fait une entrée soudaine dans le laboratoire : ce mobile de grande taille, se déplaçant rapidement aurait provoqué de fortes réactions négatives dans d'autres conditions : l'ennemi possible est devenu la cause de fortes réactions positives !

***

On peut essayer de classer les réactions perceptives visuelles au mouvement parmi les réactions dues à des excitations photiques. Au degré le plus bas se trouve le phototropisme, positif ou négatif, réactions à l'*agent* lumineux, n'impliquant aucune perception au sens psychologique du terme, c'est-à-dire connaissance ou reconnaissance. Dans le phototropisme, la lumière agit essentiellement par l'intensité de l'excitation qu'elle cause; elle attire l'animal quand elle n'est pas trop forte, elle le repousse quand son intensité dépasse une certaine valeur. Les réactions à des ombres fixes sont déjà des réactions perceptives : c'est l'expérience de JENNINGS dans laquelle une Astérie se dirige vers une ombre ou une surface noire (skototélotaxie de BUDDENBROCK); il s'agit ici de réactions à des *signes*, et non plus à un agent : l'animal se dirige vers une ombre ou une surface noire, car celles-ci lui signifient la possibilité d'un abri contre une lumière trop forte. G. VIAUD, à qui nous empruntons les idées de ce paragraphe, a particulièrement insisté ces dernières années (1951, 1955 et 1956) sur la distinction des stimuli-agents et des stimuli-signes, dans sa théorie des tropismes et dans les relations qu'il établit entre les tropismes et les réactions perceptives primitives. Après les réactions à des ombres immobiles viennent les réactions à des ombres mobiles (rappelons l'expérience de VON UEXKULL sur l'Oursin *Centrostephanus longispinus:* si l'on fait passer

Source : MNHN, Paris

un écran opaque au-dessus de l'Oursin, celui-ci dresse ses piquants : ce sont les réactions skioptiques de W. NAGEL); une ombre portée mobile peut soit déclencher une réaction d'évitement, de fuite ou de retrait (chez l'Oursin comme nous venons de le voir et aussi chez la Limnée), soit au contraire une réaction attractive (cas du Branchellion, Sangsue exoparasite de la Torpille); dans le premier cas, l'ombre portée mobile signifie la présence d'un ennemi possible, dans le second la présence possible de l'hôte spécifique (que des signes osmiques permettront ensuite au Branchellion d'identifier sûrement). A notre avis les réactions à des ombres mobiles sont l'ébauche des réactions au mouvement des objets, la preuve c'est que bien souvent les Oursins qui réagissent au passage d'une ombre mobile ne réagissent pas à une obscuration générale. Enfin nous arrivons à la perception des objets mobiles, attractifs ou répulsifs selon les caractères de leurs mouvements (cas de la Perche), reconnus en outre grâce à leurs formes (comme chez la Seiche). Ce sont ces réactions qui sont l'objet même de ce travail.

On voit comment ont pu se développer les réactions perceptives aux plus bas degrés de leur évolution, évolution dont nous pouvons maintenant retracer en gros les étapes, depuis le phototropisme ou, plus précisément, depuis les réactions perceptives qui se rattachent directement au phototropisme. Les réactions perceptives visuelles à des objets en mouvement sont les plus évoluées des réactions perceptives qui commencent à la reconnaissance des ombres immobiles ou mobiles (1). Elles sont elles-mêmes moins évoluées que les réactions perceptives à des formes d'objets immobiles, réactions que l'on ne trouve guère que chez les animaux supérieurs. Cependant, même chez les représentants de ces groupes, on ne peut nier l'importance qu'a le mouvement des objets sur leurs comportements, à tel point qu'on peut dire qu'une forme bien déterminée, mais immobile, est rarement attractive — ou répulsive — pour l'animal.

***

Nous pensons avoir contribué à montrer le rôle important et le caractère primitif de la perception visuelle du mouvement dans les comportements des animaux. D'après nos recherches nous confirmons que certains facteurs sont essentiels, comme la vitesse de translation du mobile, la grandeur de l'objet en mouvement. Nous affirmons qu'il ne s'agit absolument pas d'un tropisme, et que ce phénomène est susceptible de se manifester de façons très différentes suivant les espèces. Si nous comparons les résultats obtenus par MINKIEWICZ, les FISCHER, PRECHT, etc., et nous-même, nous sommes amené à conclure que pour le moment il n'est guère possible de tirer de lois générales de la perception visuelle du mouvement, sauf peut-être la loi des vitesses. Ce que nous pouvons faire, après avoir analysé ce

(1) Ces considérations nous autorisent à affirmer que les réactions des animaux au mouvement des objets sont trop évoluées pour être classées parmi les tropismes. En conséquence le terme de kinétotropisme, créé par MINKIEWICZ, doit être rejeté.

Source : MNHN, Paris

phénomène de façon quantitative, avec un appareillage très étudié, sur des espèces et des groupes définis, c'est surtout tirer des lois propres à ces espèces ou à ces groupes.

Mais ces lois générales existent probablement, et un jour viendra — nous l'espérons — où nos connaissances seront suffisamment avancées pour pouvoir énoncer en termes simples et précis les lois générales de la perception visuelle du mouvement dans le Règne animal.

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE

Allee (W. C.) et Dickinson (J. C.) jr. — A contribution toward a knowledge of dominance and subordinance in the smooth dogfish, *Mustelus canis* (Mitchill). — *Biol. Bull. U. S. A.* (1952), CIII, p. 290.

Angel (F.) — Petit atlas des Poissons. (1948), Vol. III.

Arago (F.) (posthume). — *Mémoires scientifiques*, I, p. 255-260 (passage sur la perception des ombres mobiles, cité par Schneider en 1878).

Aubert (H.). — Die Bewegungsempfindung. — *Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol.* (1886), XXXIX, p. 347-370.

Autrum (H.). — Ueber zeitliches Auflösungsvermögen und Primärvorgänge im Insektenauge. — *Naturwissenschaften* (1952), XXXIX, p. 290-297.

Basler (A.). — Ueber das Sehen von Bewegung. I Mitt. Die Wahrnehmung kleinster Bewegungen. — *Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol.* (1906), CXV, p. 582-601,

Bauer (V.). — Zur Kenntnis und Lebensweise von *Pecten jacobaeus*. — *Zool. Jahrb.* (1912), XXXIII.

Bell (J.-C.). — The reactions of the crayfish. — *Harvard Psych. Studies* (1906), vol. II, p. 615.

Beniuc (M.). — Bedeutungswechsel der Dinge in der Umwelt des Kampffisches *Betta splendens* Regan (1933).

— Bewegungssehen, Verschmelzung und « Moment » bei Kampffische. — *Zsch. f. vergl. Physiol.* (1933), XVIII, p. 437-458; XIX, p. 724-746.

Bierens de Haan. — Recherches sur le sens des couleurs et la vie psychique de la Pieuvre. — *Année Biol.* (1926), 1re part., p. 535-554.

Boulet (P.). — Expériences sur la perception visuelle du mouvement chez *Perca fluviatilis* L. (1953).

— Sur la perception visuelle du mouvement chez *Perca fluviatilis* L. Amplitude liminaire de déplacement du mobile (1954).

— Expériences sur la perception visuelle du mouvement chez *Sepia officinalis* L. (1954).

— Expériences sur la perception du mouvement sinusoïdal chez *Perca fluviatilis* L. (1955).

— Nouvelles expériences sur la perception visuelle du mouvement chez *Sepia officinalis* L. (1955). — *C. R. Soc. Biol.* CXLVII, p. 1623; CXLVIII, p. 583; p. 1486; CXLIX, p. 392; p. 1472.

Bourdon (B.). — La perception visuelle de l'espace. — Paris, Schleicher (1902).

Boycott (B. B.). — Learning in *Octopus vulgaris* and other Cephalopodes. — *Publ. Staz. Zool. Napoli* (1954), XXV, p. 67.

Brown (J. F.). — Ueber gesehene Geschwindigkeit (1927).

— The visual perception of velocity (1931).

— Threshold for visual movement. — *Psychol. Forsch.* (1931), X, p. 84-101; XIV, p. 199-232; XIV, p. 249-268.

Buchholtz (Chr.). — Untersuchungen an der Libellengattung *Calopteryx* Leach unter besonderer Berücksichtigung ethologischer Fragen. — *Z. f. Tierpsychol.* (1951), VIII, p. 273-293.

Buddenbrock (W.) et Moller-Racke (I.). — Ueber den Lichtsinn von *Pecten*. — *Publ. Staz. Zool. Napoli* (1953), XXIV, p. 217-245.

Burtt (E. T.) et Catton (W. T.). — Visual perception of movement in the Locust. — *Journal of Physiol.* (1954), 125, p. 566-580.

Cachan (P.). — Etude de la prédation chez les Réduvidés de la région éthiopienne. I. La prédation en groupe chez *Ectrichodia gigas* H. Sch. — *Physiol. comp. Oecol.* (1952), II, p. 378-385.

Carr (H. A.) et Hardy (M. C.). — Some factors in the perception of relative motion. A preliminary experiment. — *Psychol. Rev.* (1920), XXVII, p. 24-37.

Source : MNHN, Paris

CERMAK (P.) et KOFFKA (K.). — Beiträge zur Psychologie der Gestalt. V. Untersuchungen über Bewegungs- und Verschmelzungsphänomene. — *Psychol. Forsch.* (1921), I, p. 66-129.

CUÉNOT (L.). — La Seiche commune de la Méditerranée. Étude de la naissance d'une espèce, — *Arch. Zool. expérim. et générale* (1933), LXXV, p. 310-330.

DIJKGRAAF (S.). — Kompensatorische Augenstieldrehungen und ihre Auslösung bei der Languste *(Palinurus vulgaris). Z. vergl. Physiol.* (1956), 38, p. 491-520.

DISPONS (P.). — Les Réduviides de l'Afrique nord-occidentale. — *Mém. Muséum Paris* (1955), X (La chasse et l'attaque des proies, p. 99).

DOFLEIN (F.). — Lebensgewohnheiten und Anpassungen bei dekapoden Krebsen. — *Festschrift z. 60. Geburtstag R. Hertwigs* (1910), 111.

DRESS (O.). — Untersuchungen über die angeborenen Verhaltensweisen bei Springspinnen *(Salticidae). — Z. f. Tierpsychol.* (1952), IX, p. 169-206.

DUMAS (G.). — Nouveau traité de Psychologie (1936), 9 vol., Paris.

EDWARDS (A. S.). — A quantitative study of voluntary vs. involuntary movement. — *J. gen. Psychol.* (1952), XLVI, p. 93-108.

EIBL-EIBESFELD (I.). — Nahrungserwerb und Beuteschema der Erdkröte *(Bufo bufo L.). — Behaviour* (1951), IV, p. 1-35.

EXNER (S.). — Ueber das Sehen von Bewegung und die Theorie des zusammengesetzten Auges. — *Sitzber. d. k. Akad. d. w. math. nat.* (1875) Cl 3, p. 156-190.

FISCHER-PIETTE (E.) et FISCHER-PIETTE (P. H.). — Observations et expériences sur les évolutions des Mouches pendant le vol. Les réactions au mouvement (1927).
— Remarques sur le vol au point fixe ou vol stationnaire des Diptères (1949).
— Sur le comportement de certains Diptères vis-à-vis des objets avoisinants (1951). — *Bull. Biol. France-Belg.* LXI, p. 392; LXXXIII, p. 206; LXXXV, p. 86.

GAFFRON (M.) — Untersuchungen über das Bewegungssehen bei Libellenlarven, Fliegen und Fischen. — *Zsch. f. vergl. Physiol.* (1934), XX, p. 299-337.

GRIM (K.). — Ueber die Genauigkeit der Wahrnehmung und Ausführung von Augenbewegungen. — *Zsch. f. Sinnesphysiol.* (1911), LXV, p. 9-27.

GUÉNAUX (G.). — Pisciculture. — *Encyclopédie agricole* (1912), 1 vol., Paris.

HASSENSTEIN (B.). — Ommatidienraster und afferente Bewegungsintegration (Versuche an dem Rüsselkäfer *Chlorophanus viridis*). — *Z. f. vergl. Physiol.* (1951), 33, p. 301-326).

HAWLEY (J. M.) et MUNN (N. L.). — Visual discrimination of movements by white rats. — *J. Comp. Psychol.* (1935), XVI, p. 137-142.

HECHT (S.). — Vision. II. The nature of the photoreceptor process (1934), chap. XIV. — A handbook of general experimental psychology. — Clark Univ. Press, p. 704-828.

HECHT (S.) et WALD (G.). — The visual acuity and intensity discrimination of Drosophila. — *J. Gen. Physiol.* (1934), XVII, p. 515-547.

HECHT (S.) et WOLF (E.). — The visual acuity of the honey bee. — *J. Gen. Physiol.* (1929), XII, p. 727-760.

HELLWIG (L.) et LUDWIG (W.). — Versuche zur Frage der Arterkennung bei Insekten. — *Z. f. Tierpsychol.* (1951), VIII, p. 456-462.

HOVLAND (C. I.). — Apparent movement. — *Psychol. Bull.* (1935), XXXII, p. 755-778.

JAMES (W.). — Précis de Psychologie, chap. VI : Sensations de mouvement (1924), p. 89-98, éd. française, 1 vol., 6e éd.

KALMUS (H.). — Optomotor responses in *Drosophila* and *Musca*. — *Physiologia comparata et Œcologia*, (1948), 1, p. 127-147.

KATZ (D.). — The movement factor in the sense-perception of Animals. — *In Animals and Men* (1937), chap. IV, 5, p. 79-84.

KENNEDY (J. L.). — The nature and physiological basis of visual movement and discrimination in animals. — *The Psychol. Review* (1936), XLIII, p. 494-521.

KENNEDY (J. L.) et SMITH (K. U.). — Visual thresholds of real movement in the Cat. — *J. Genet. Psychol.* (1935), XLVI, p. 470-476.

KOFFKA (K.). — Die Wahrnehmung von Bewegung. — *Hdb. der normalen und pathologischen Physiol.* vol. XII-2 *Rezeptionsorgane II Photorezeptoren II.* (1931), Berlin, p. 1166-1214.

Source : MNHN, Paris

LECOMTE (J.). — Réactions de fuite des Pectens en présence des Astérides. — *Vie et Milieu* (1952), III, p. 57.

LE DANOIS (Ed.) — Vie et mœurs des Poissons (1949), 1 vol., Paris.

MENIONI (J.). — Nouvelles recherches d'H. Autrum sur la vision de l'Insecte. — *Ann. Biol.* (1955), XXXI, p. 497.

MOORE (N. W.). — Notes sur le comportement d'oviposition de la Libellule *Sympetrum striolatum* Charpentier. — *Behaviour* (1952), IV, p. 101-103.

PASCHE (J.). — Formsehen bei Fröschen. — *Zsch. f. vergl. Physiol.* (1932), XVII, p. 423-463.

PATTIE (F. A.) et STAVSKY (W. H.). — Die Struktur-Funktion und das Geschwindigkeits-unterscheidungsvermögen des Huhns. — *Psychol. Forsch.* (1932), XVI, p. 166-170.

PELSENEER (P.) (1889). — Sur la perception des mouvements chez les Céphalopodes. — *Ann. Soc. Roy. Malac.* (1889), t. XXIV, p. CXX-CXXI.

PRECHT (H.). — Ueber das angeborene Verhalten von Tieren. Versuche an Springspinnen *(Salticidae)*. — *Z. f. Tierpsychol.* (1952), IX, p. 207-230.

PRECHTL (H. F. R.). — Zur Paarungsbiologie einiger Molcharten. — *Z. f. Tierpsychol.* (1951), VIII, p. 337-348.

REEVES (C. D.). — Moving and still lights as stimuli in a discrimination experiment with white rats. — *J. Animal Behav.* (1917), VII, p. 160-168.

RIDDOCH (G.). — Dissociation of visual perception due to occipital injuries, with especia reference to appreciate movement. — *Brain* (1917), XL, p. 15-17.

SALZLE (K.). — Untersuchungen an Libellenlarven über das Sehen bewegter Objekte. — *Zsch. f. vergl. Physiol.* (1932), XVIII, p. 347-368.

SCHILLER (P.). — Kinematoskopisches Sehen der Fische. — *Zsch. f. vergl. Physiol.* (1934), XX, p. 454-462.

SCHNEIDER (G. H.). — Warum bemerken wir mässig bewegte Dinge leichter als ruhende? Vergleichend psychologische experimentale Untersuchung. — *Vierteljahrsch. f. wiss. Philos.* (1878), II, p. 377-414.

SMITH (W. M.). — Sensitivity to apparent movement in depth as a function of « property of movement ». — *J. exper. Psychol.* (1951), XLII, p. 143-152.

STAVSKY (W. H.) et PATTIE (F. A.). — Discrimination of moving stimuli by chickens. — *J. Comp. Psychol.* (1930), X, p. 317-323.

SZYMANSKI (J. S.). — Versuche über die Fähigkeit der Hunde zur Bildung von optischen Assoziationen. — *Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol.* (1918), 171, p. 317-323.

THELIN (E.). — Perception of relative visual motion. — *J. Exper. Psychol.* (1927), X p. 321-349.

TINBERGEN (N.). — Ueber die Orientierung des Bienenwolfes (*Philanthus triangulum* Fabr) II. Die Bienenjagd. — *Z. f. vergl. Physiol.* (1935), XXI, p. 699-716.

TINBERGEN (N.). — L'étude de l'instinct. — Ed. française (1953), 1 vol., Paris.

TINBERGEN (N.) et KRUYT (W.). — Ueber die Orientierung des Bienenwolfes (*Philanthus triangulum* Fabr.), III. Die Bevorzugung bestimmter Wegmarken. — *Z. f. vergl. Physiol.* (1938), XXV, p 292-334.

UEXKUL (J. VON). — Die Pilgermuschel. — *Z. Biologie* (1912), LVIII, p. 305-332.

— Umwelt und Innenwelt Tiere. — Berlin (1921).

VIAUD (G.). — *Les Tropismes.* — P. U. F., coll. Que sais-je? (1951), 1 vol.

— Taxies et tropismes dans le comportement instinctif. — In : « L'instinct dans le comportement des animaux et de l'Homme », Fondation Singer-Polignac (1956), 1 vol., Paris.

— Cours de Psychologie animale, fasc. I : animaux inférieurs. — C. D. U. (1956), 1 vol., Paris.

— Cours de Psychologie animale, fasc. II : animaux supérieurs; principaux types de comportements. — C. D. U. (Sous presse), 1 vol., Paris.

WASHBURN (M.) — Reactions to a moving stimulus. — In : *The Animal Mind* (1926), New York, Macmillan, p. 215-218.

BIBL. MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

Achevé d'imprimer le 30 août 1958.

Printed in France *Le Directeur-Gérant :* Prof. E. Séguy.

Imp. Lahure, 9, rue de Fleurus, Paris-VI^e^. — 48909 - 1958.
Dépôt légal. — 3^e^ trimestre 1958.

Source : MNHN, Paris

Paul C. BOULET et RICHTER phot.

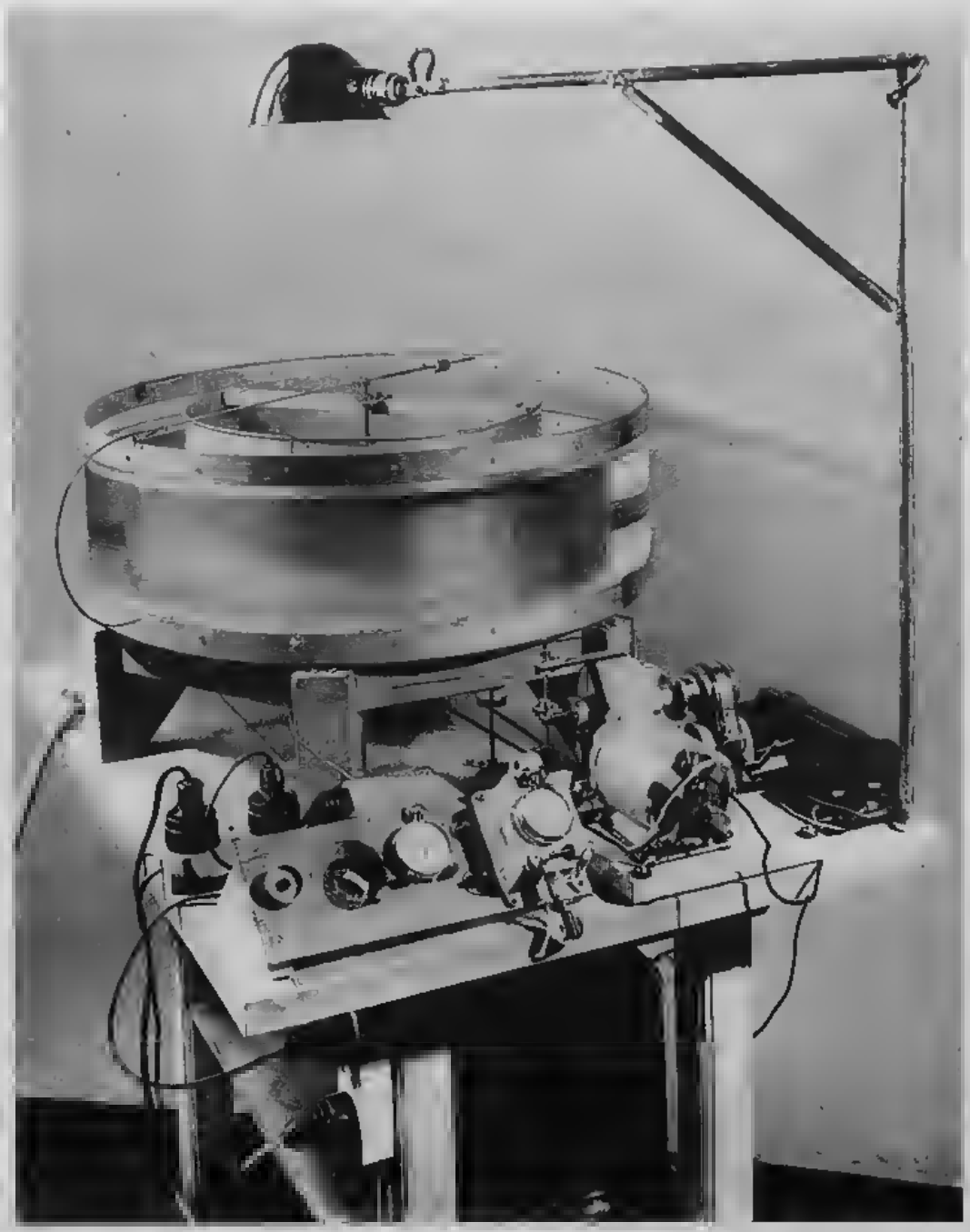
PERCEPTION DU MOUVEMENT CHEZ LA PERCHE ET LA SEICHE

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

Recherches sur *Perca* : vue d'ensemble de l'appareil d'expériences.

Source : MNHN, Paris



A. Barry, imp. Paris

Boulet et Richter phot.

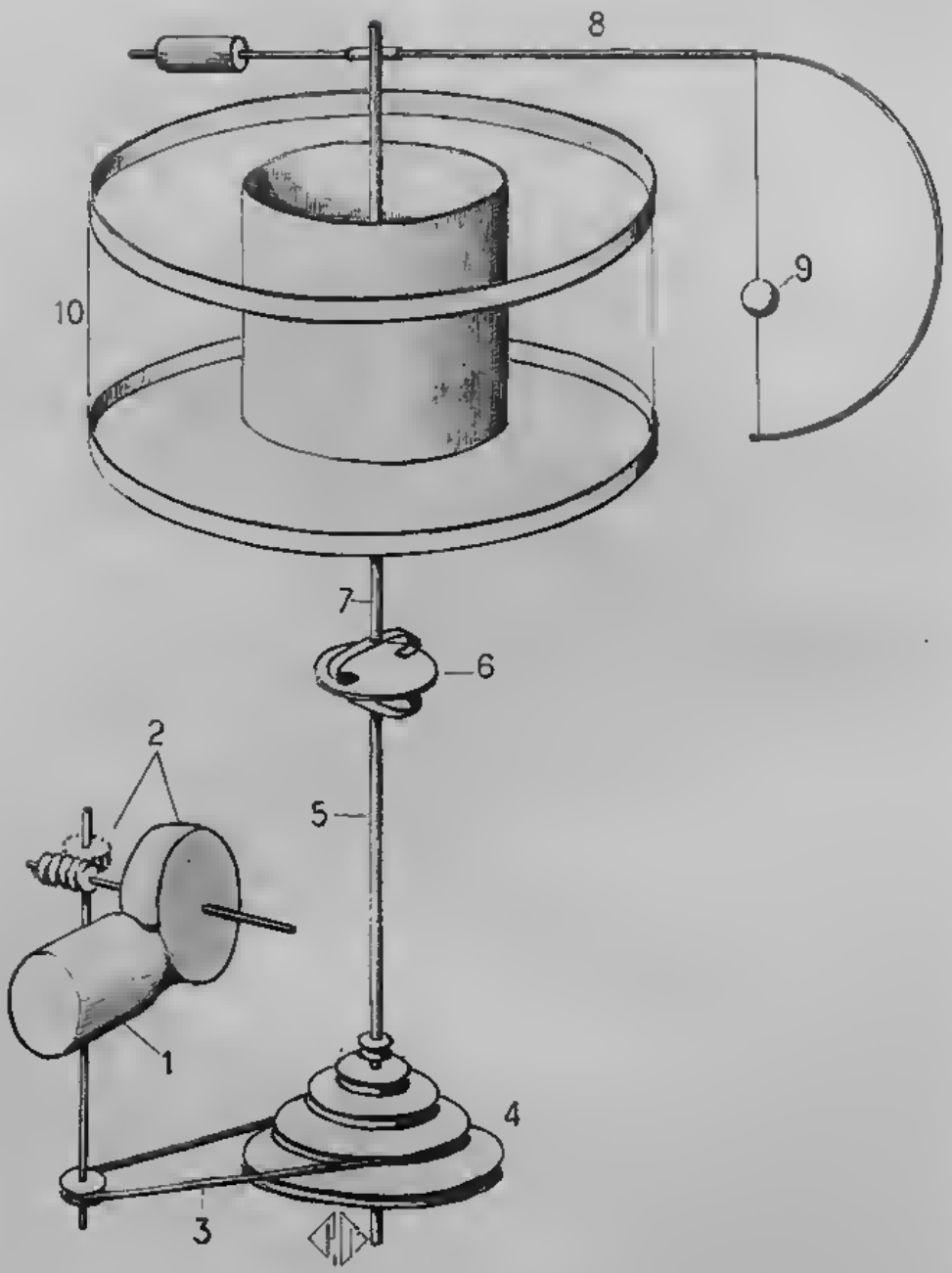
BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NAT.

PERCEPTION DU MOUVEMENT CHEZ LA PERCHE ET LA SEICHE

Source : MNHN, Paris

Recherches sur *Perca*. Principe de l'entraînement du mobile. 1 - moteur électrique ; 2 - réducteurs de vitesse ; 3 - courroie de transmission ; 4 - cône de poulies (changement de vitesse) ; 5 - axe inamovible ; 6 - flector ; 7 - axe amovible ; 8 - bras tournant ; 9 - attrape ; 10 - cuve circulaire (paroi externe en plexiglas).

Source : MNHN, Paris



A. Barry, imp. Paris Boulet del

PERCEPTION DU MOUVEMENT CHEZ LA PERCHE ET LA SEICHE

Source : MNHN, Paris

Trajectoire sinusoïdale de l'attrape.

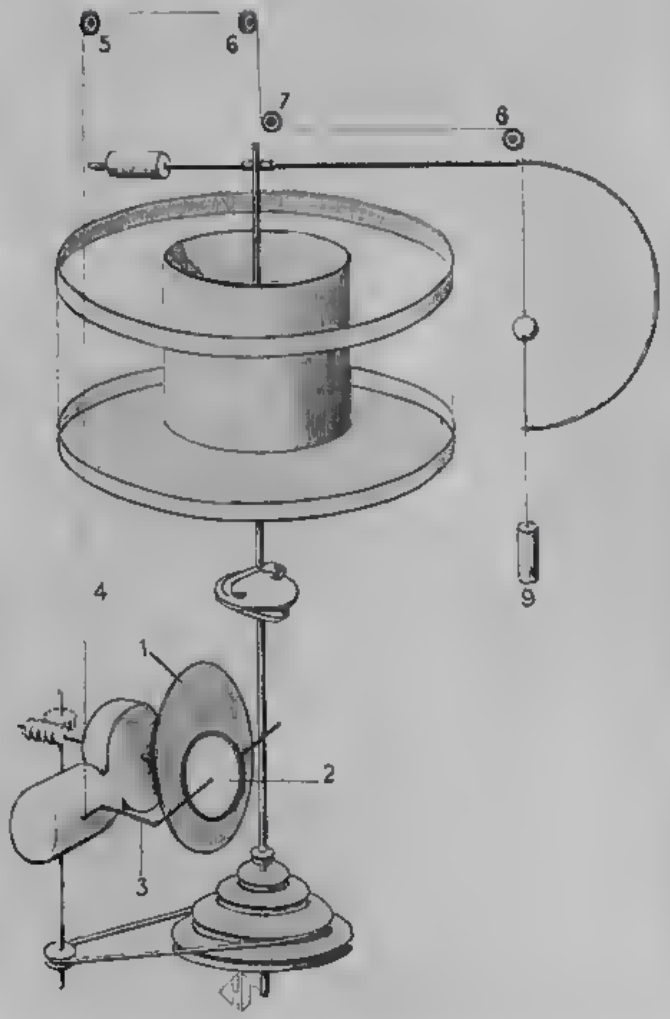
A - principe du mécanisme. 1 - disque d'aluminium ; 2 - roue caoutchoutée ; 3 - bras de manivelle ; 4 - fil de nylon ; 5 et 6 - petites poulies de renvoi du fil solidaires du statif de l'appareil ; 7 et 8 - petites poulies solidaires du bras tournant ; 9 - poids.

B - détail du mécanisme, bras de manivelle enlevé.

C - détail du mécanisme, bras de manivelle en place.

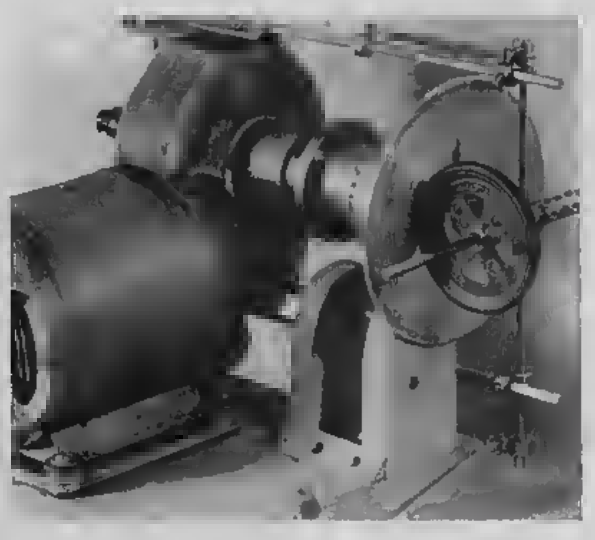
Source : MNHN, Paris

A

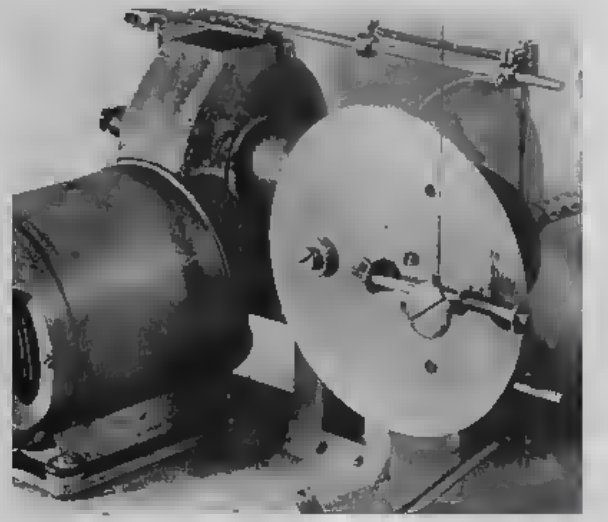


A. Barry, imp. Paris

B



C



Boulet et Richter phot.

BIBL. DU MUSÉUM D'HIST. NAT. PARIS

PERCEPTION DU MOUVEMENT CHEZ LA PERCHE ET LA SEICHE

Source : MNHN, Paris

Mouvement vertical alternatif de fréquence 1/2 d'une sphère de 7 mm. de diamètre : réaction positive de la Perche. (Figures extraites d'un film).

Source : MNHN, Paris

A. Barry, imp. Paris Boulet et Richter phot.

PERCEPTION DU MOUVEMENT CHEZ LA PERCHE ET LA SEICHE

Source : MNHN, Paris

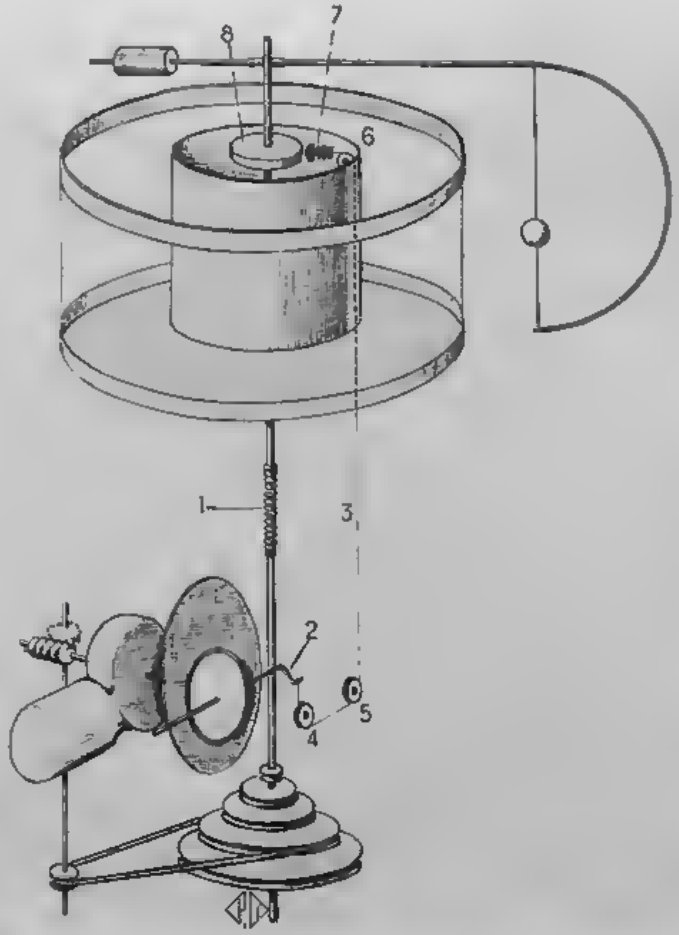
Trajectoire à mouvement saccadé.

A - principe du mécanisme. 1 - ressort à boudin remplaçant le flector ; 2 - bras de manivelle ; 3 - câble d'acier ; 4 à 6 - petites poulies ; 7 - frein et ressort de rappel ; 8 - tambour.

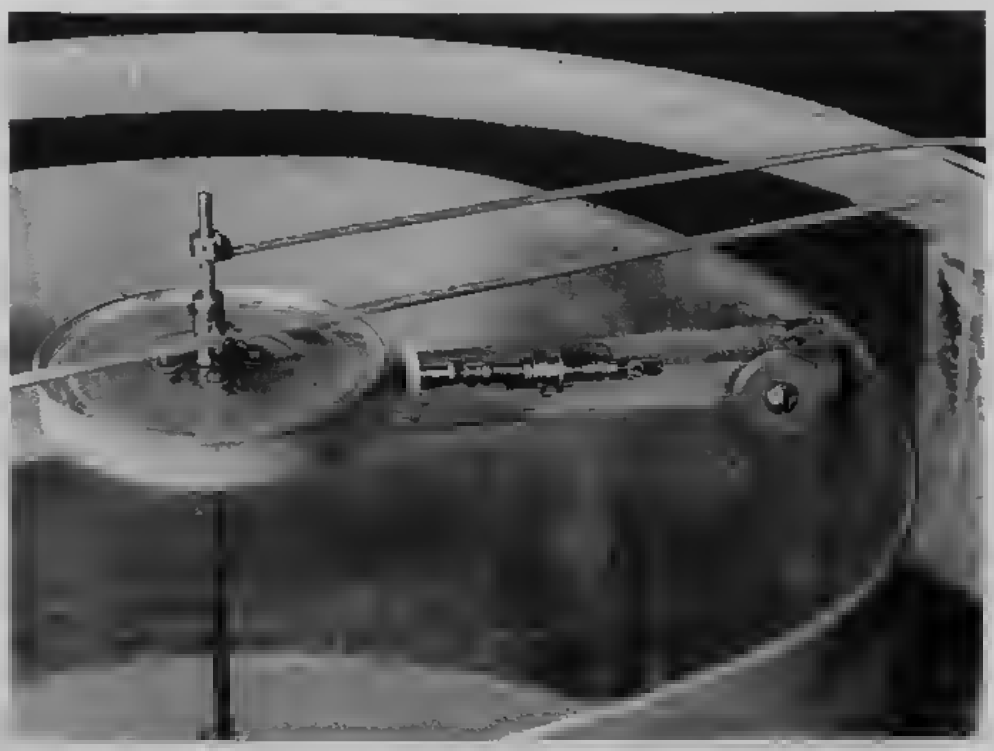
B - détail du mécanisme (tambour et frein).

Source : MNHN, Paris

A



B



A. Barry, imp. Paris Boulet et Richter phot.

PERCEPTION DU MOUVEMENT CHEZ LA PERCHE ET LA SEICHE

Source : MNHN, Paris

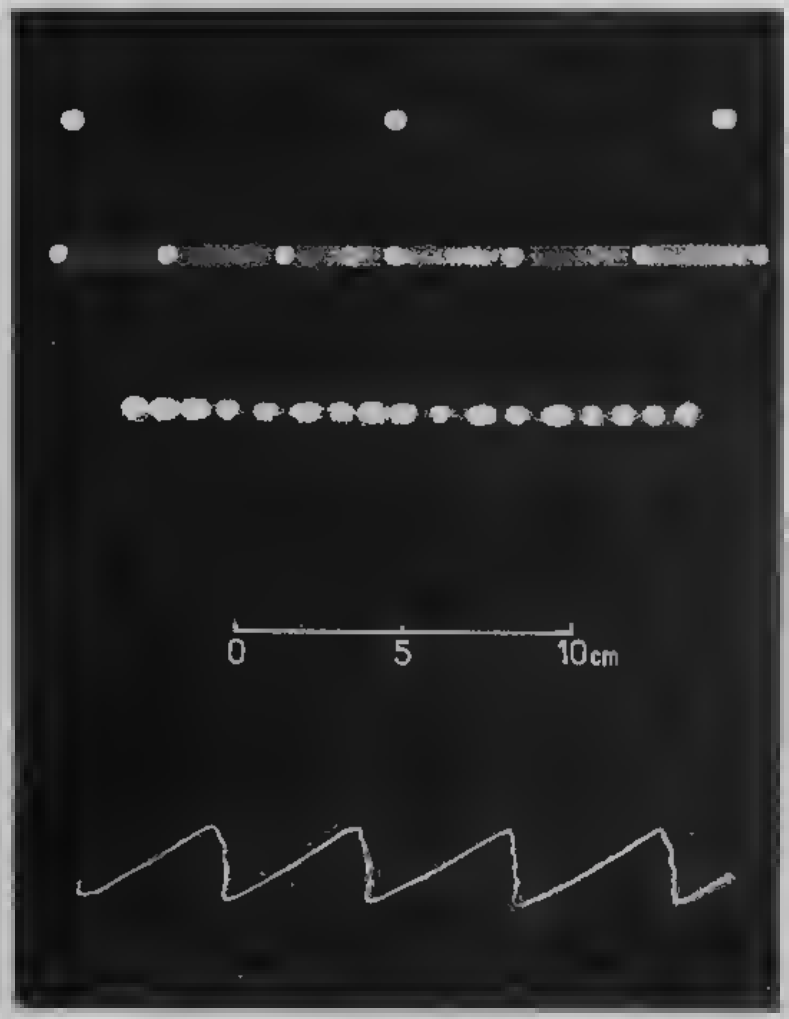
A - quelques types de trajectoires sinusoïdales.

B - (en haut) mouvement saccadé à trois fréquences différentes ; (en bas) mouvement en « saut de Daphnie ».

(Photographies directes de l'attrape en mouvement).

Source : MNHN, Paris

A. Barry, imp. Paris A



B Boulet et Richter phot.

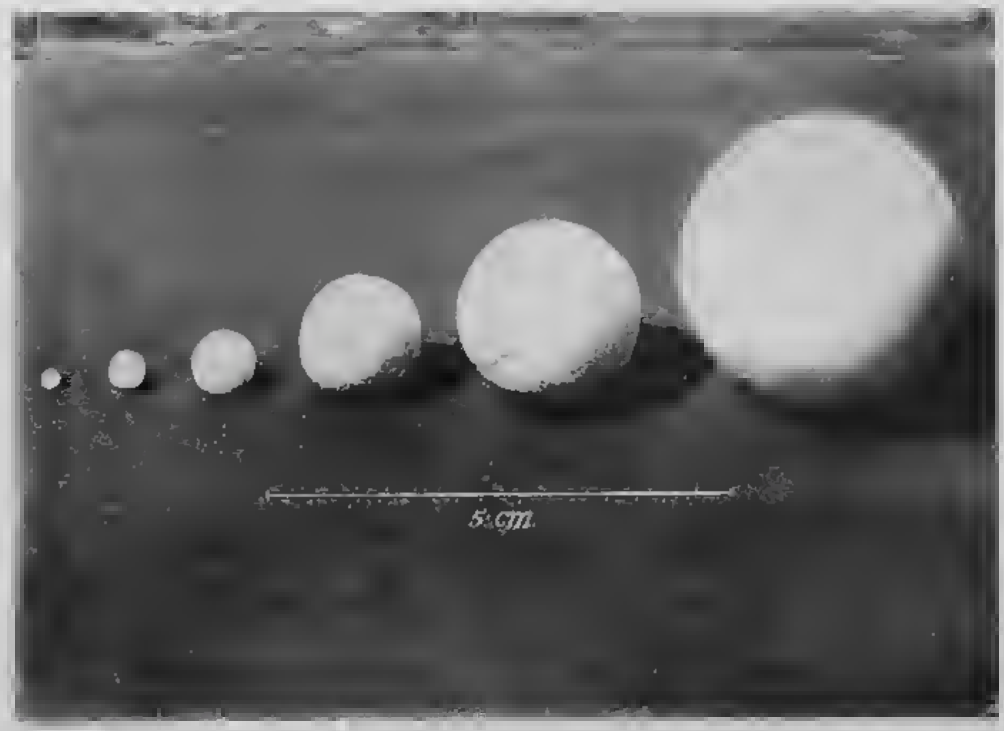
PERCEPTION DU MOUVEMENT CHEZ LA PERCHE ET LA SEICHE

Source : MNHN, Paris

A - attrapes sphériques utilisées dans les expériences sur *Perca*.

B - différentes formes d'attrapes.

Source : MNHN, Paris



A

A. Barry, imp. Paris

B

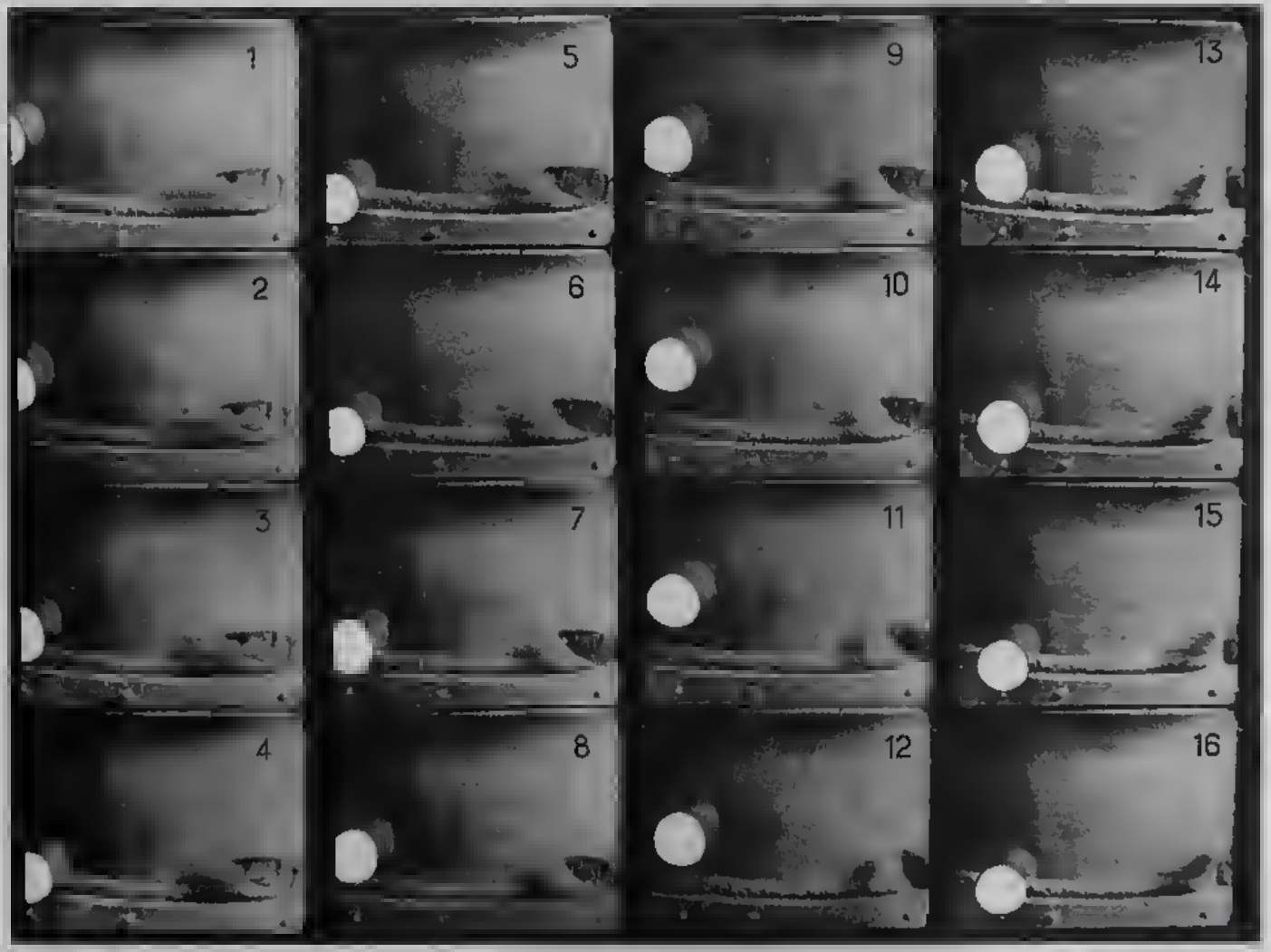
Boulet et Richter phot.

PERCEPTION DU MOUVEMENT CHEZ LA PERCHE ET LA SEICHE

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NAT. Paris
Source : MNHN, Paris

Mouvement sinusoïdal d'une sphère de 30 mm. de diamètre : réaction de fuite de la Perche. (Figures extraites d'un film).

Source : MNHN, Paris



A. Barry, imp. Paris

Boulet et Richter phot.

BIBL. DU MUSÉUM D'HIST. NATUR.

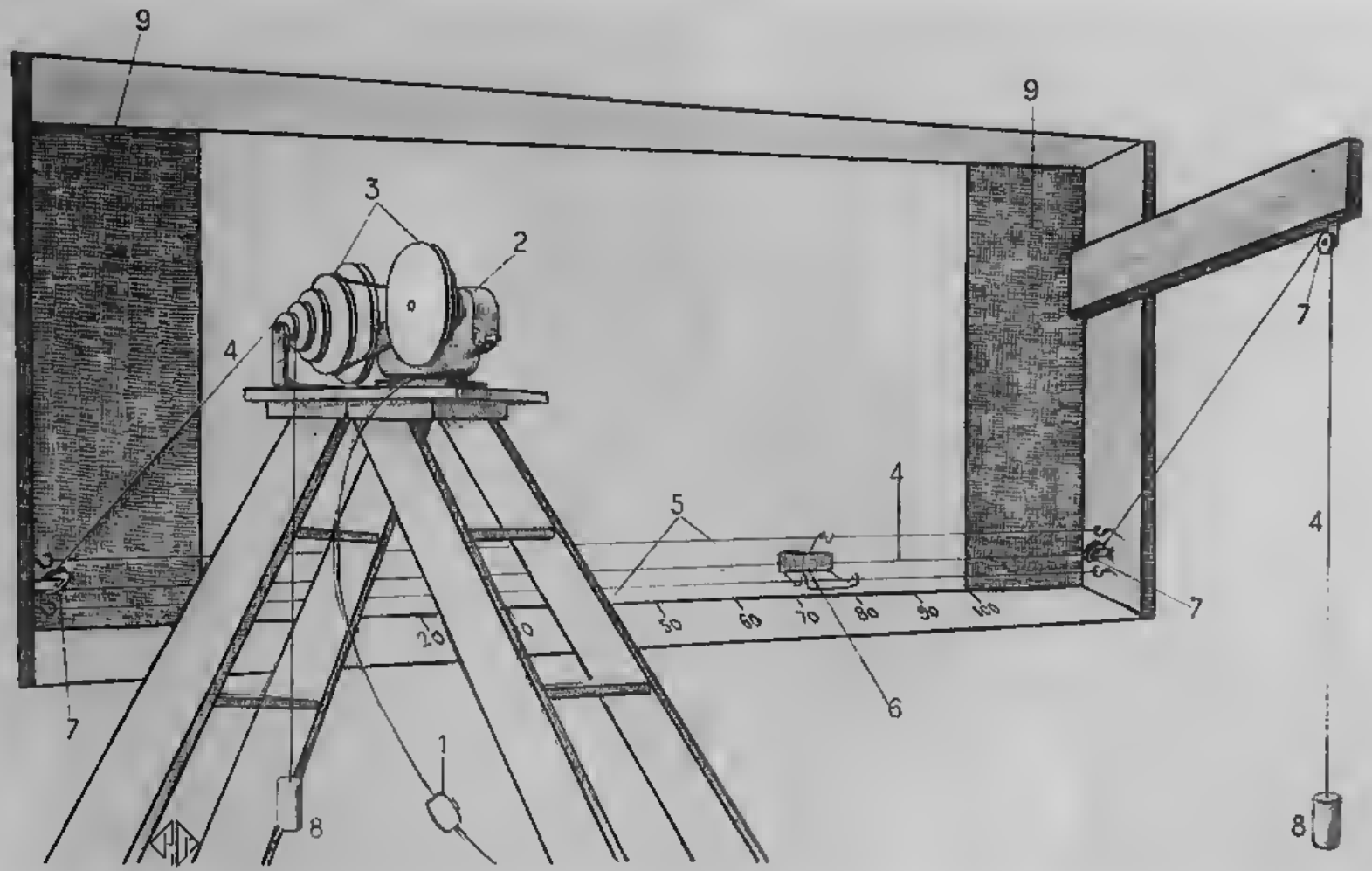
PERCEPTION DU MOUVEMENT CHEZ LA PERCHE ET LA SEICHE

Source : MNHN, Paris

Recherches sur *Sepia*.

Schéma du premier appareil d'expériences. 1 - interrupteur ; 2 - moteur et réducteur ; 3 - cônes de poulies ; 4 - fil tracteur ; 5 - guides ; 6 - équipage porte-attrape ; 7 - petites poulies ; 8 - poids ; 9 - caches.

Source : MNHN, Paris



A. Barry, imp. Paris

Boulet del.

PERCEPTION DU MOUVEMENT CHEZ LA PERCHE ET LA SEICHE

Source : MNHN, Paris

Réactions de la Seiche.

A - translation d'un Crabe mort possédant une paire de pattes : réaction de « curiosité ».

B - translation d'un Crabe mort possédant trois paires de pattes : attaque.

Source : MNHN, Paris

A

A. Barry, imp. Paris B Boulet et Richter phot.

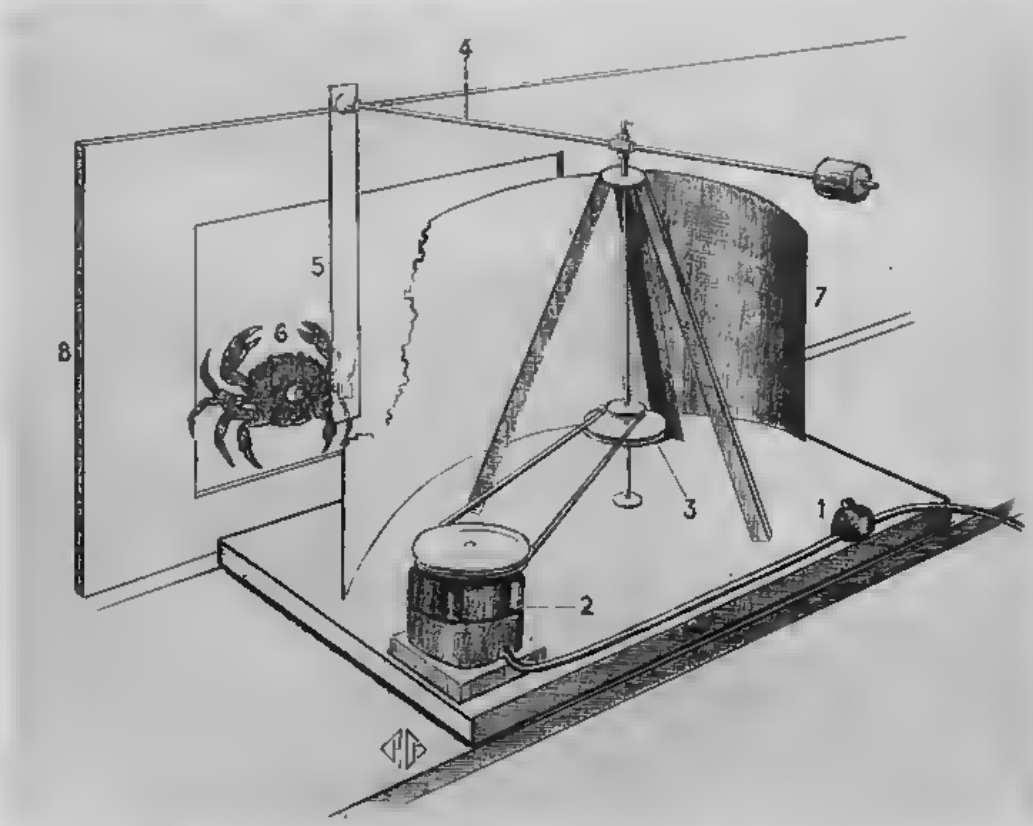
BIB. DU MUS. D'HIST. NAT. PARIS
Source: MNHN, Paris

Recherches sur *Sepia*.

A - schéma du deuxiéme appareil d'expériences. 1 - interrupteur ; 2 - moteur et réducteur ; 3 - jeu de deux poulies ; 4 - bras tournant ; 5 - lame de plexi porte-attrape ; 6 - attrape piquée sur une aiguille ; 7 - cache masquant le mécanisme ; 8 - cache limitant le champ visuel du sujet.

B - comment l'attrape (ici une photographie de Crabe) apparaît dans le champ visuel du sujet en expérience.

Source : MNHN, Paris



A

A. Barry, imp. Paris

B

Boulet et Richter phot.

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR. Paris
Source : MNHN, Paris

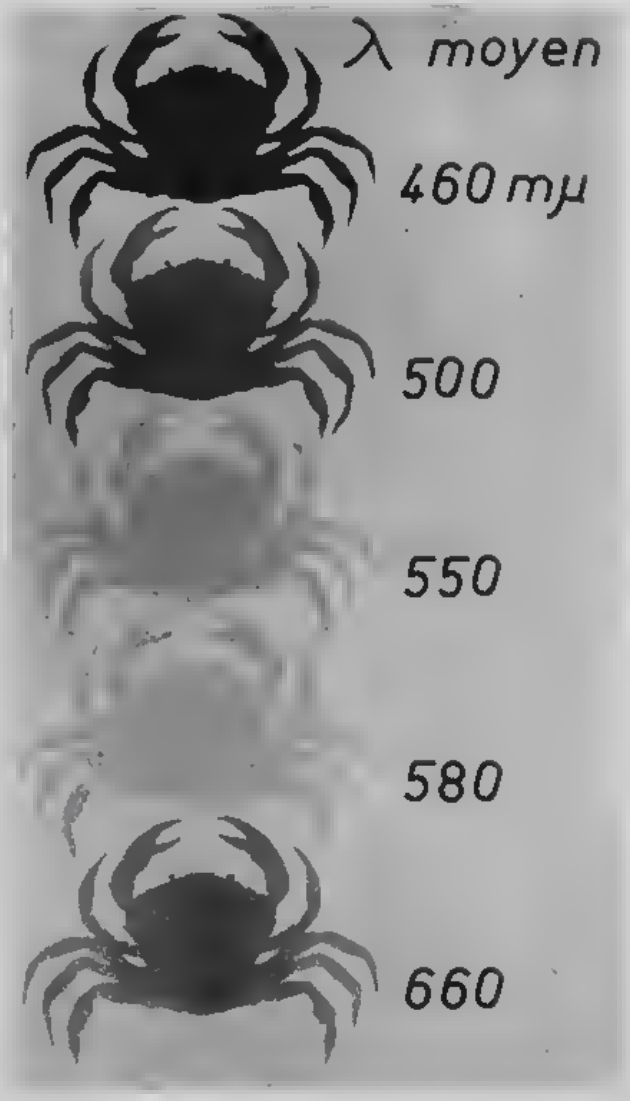
PERCEPTION DU MOUVEMENT CHEZ LA PERCHE ET LA SEICHE

A - série de photographies de *Carcinus* de différentes grandeurs.

B - silhouettes de Crabes découpées dans des papiers colorés de Hering (photographie sur plaque panchromatique montrant les valeurs de contraste des couleurs utilisées).

Source : MNHN, Paris

A. Barry, imp. Paris A



B Boulet et Richter phot.

PERCEPTION DU MOUVEMENT CHEZ LA PERCHE ET LA SEICHE

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris